# Eine experimentelle Studie zur Physiologie des dreistachligen Stichlings Gasterosteus aculeatus L.

**Inaugural-Dissertation**

zur Erlangung des akademischen Grades eines
Doktors der Naturwissenschaften
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Universität des Saarlandes

vorgelegt von
MANFRED GUTZ
Bremerhaven

Saarbrücken 1969

# Eine experimentelle Studie zur Physiologie des dreistachligen Stichlings Gasterosteus aculeatus L.

**Inaugural-Dissertation**

zur Erlangung des akademischen Grades eines
Doktors der Naturwissenschaften
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Universität des Saarlandes

vorgelegt von
MANFRED GUTZ
Bremerhaven

Saarbrücken 1969

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Tag der mündlichen Prüfung: 27. 6. 1969
30. 6. 1969
Der Dekan: Prof. Dr. H.-D. Dietze
Berichterstatter: Prof. Dr. G. Altmann
Prof. Dr. F. Anders

Die Anregung zu dieser Arbeit gab mein leider früh verstorbener Lehrer, Herr Prof. Dr. G. de Lattin. Für die Unterstützung und Förderung, die er mir zuteil werden ließ, schulde ich ihm aufrichtig Dank. Nach seinem Tode durfte ich meine Arbeit unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. G. Altmann fortsetzen. Ich bin ihm für sein Verständnis, seine wertvollen Ratschläge und für sein ständiges Interesse am Fortgang meiner Arbeit zu tiefstem Dank verpflichtet. Herrn Prof. Dr. F. Anders sei ebenfalls herzlich Dank gesagt für sein liebenswürdiges Interesse, das er meiner Arbeit entgegenbrachte. Auch bei Herrn Dr. E. Steitz möchte ich mich bedanken. Seine hilfreiche Unterstützung und konstruktive Kritik waren meiner Arbeit sehr förderlich.

Mein Dank gilt schließlich auch der Friedrich-Ebert-Stiftung, die mir ein Promotionsstipendium gewährte und damit die Durchführung dieser Arbeit sicherte.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41542713_0032

INHALTSVERZEICHNIS


| | Seite |
|---|---|
| A. Einleitung und Problemstellung | 1 |
| B. Material und Methode | 6 |
| I. Die Fischzucht | 6 |
| 1. Die Ausstattung des Aquarienraumes | 6 |
| 2. Das Züchten von Stichlingen | 6 |
| II. Die Durchführung der Versuche | 8 |
| 1. Die Bestimmung der Formzugehörigkeit | 8 |
| 2. Die Versuchsbedingungen | 8 |
| III. Die Auswertung der Versuche | 1o |
| 1. Die Bestimmung des Frischgewichts (FG) und des Trockengewichts (TG) des Gewebes | 1o |
| 2. Die Bestimmung des Gehalts an freien Aminosäuren im Gewebe | 1o |
| a) Die Extraktion der freien Aminosäuren | 1o |
| b) Die quantitative Gesamtbestimmung der freien Aminosäuren in vitro | 11 |
| c) Die halbquantitative Einzelbestimmung der freien Aminosäuren mittels Papierchromatographie | 11 |
| 3. Die Bestimmung des Sauerstoffverbrauchs der Fische | 12 |
| C. Physiologische Analyse | 14 |
| I. Der Gehalt an freien Aminosäuren im Muskelgewebe der drei Formen des dreistachligen Stichlings | 14 |
| 1. Die Ergebnisse der Versuche unter Kurztagbedingungen | 15 |
| a) nach Adaptation an Süßwasser | 16 |
| aa) bei 20° C | 16 |
| bb) bei 4° C | 17 |
| b) nach Adaptation an Salzwasser | 17 |
| aa) bei 20° C | 17 |
| bb) bei 4° C | 19 |
| c) nach Adaptation an Thyroxin | 2o |
| aa) bei 20° C | 2o |
| bb) bei 4° C | 21 |

Seite

cc) bei 20° C und zusätzlicher Adaptation an Salzwasser 22

dd) bei 4° C und zusätzlicher Adaptation an Salzwasser 22

d) nach Adaptation an Thioharnstoff 23

aa) bei 20° C 23

bb) bei 4° C 24

cc) bei 20° C und zusätzlicher Adaptation an Salzwasser 24

2. Die Ergebnisse der Versuche unter Langtagbedingungen 25

a) nach Adaptation an Süßwasser 26

aa) bei 20° C 26

bb) Kontrollversuch unter Kurztagbedingungen 26

cc) bei 4° C 27

b) nach Adaptation an Salzwasser 28

aa) bei 20° C 28

bb) während der Adaptation an Salzwasser 29

c) nach Adaptation an Thyroxin bei 20° C 30

d) nach Adaptation an Thioharnstoff bei 20° C 31

3. Zusammenfassung der wesentlichsten Ergebnisse der Versuche zur Reaktionsweise des Aminosäurenspiegels der Stichlinge 31

II. Das Verhalten der Stichlinge in extrem kaltem Salzwasser 33

III. Der Sauerstoffverbrauch der drei Formen des dreistachligen Stichlings 33

1. Die Ergebnisse der Versuche unter Kurztagbedingungen 34

a) nach Adaptation an Süßwasser 34

aa) bei 20° C 34

bb) bei 4° C 35

b) nach Adaptation an Salzwasser 36

aa) bei 20° C 36

bb) bei 4° C 37

c) nach Adaptation an Thyroxin bei 20° C 38

d) nach Adaptation an Thioharnstoff bei 20° C 38

Seite

2. Die Ergebnisse der Versuche unter Langtagbedingungen 39
a) nach Adaptation an Süßwasser bei 20° C 39
b) nach Adaptation an Salzwasser bei 20° C 39
c) in Abhängigkeit von der Zeit 4o
3. Zusammenfassung der wesentlichsten Ergebnisse zur Regulation des Sauerstoffverbrauchs der Stichlinge 41
IV. Das Erreichen der Geschlechtsreife bei den drei Formen des dreistachligen Stichlings 42

D. Diskussion 44
I. Vorbemerkung 44
II. Die Osmoregulation bei den Stichlingen der Süßwasserform 45
III. Die Osmoregulation bei den Stichlingen der beiden Salzwasserformen 48
IV. Der Einfluß des Thyroxins auf die Osmoregulation der Stichlinge 5o
V. Der Einfluß des Thyroxins auf das Wanderverhalten der Stichlinge 55
VI. Mögliche Beziehungen zwischen Stoffwechselgeschehen und Aminosäurenspiegel 61
VII. Abschlußbemerkung 64

E. Zusammenfassung 66

Literaturverzeichnis 68
Anhang: Tabelle 1 - 4
Abbildung 1 - 8

## A. EINLEITUNG UND PROBLEMSTELLUNG

Der wirtschaftlich vollkommen unbedeutende dreistachlige Stichling Gasterosteus aculeatus gehört heute zu den am besten untersuchten Fischarten. Der Grund dafür ist wohl weniger in der weltweiten Verbreitung oder dem häufigen Vorkommen dieses Fisches zu suchen, als vielmehr in den ihn auszeichnenden, in ihrer Mannigfaltigkeit verwirrenden Eigenschaften. Sie machen diesen Fisch zu einem der begehrtesten Versuchsobjekte in der Zoologie.

Das eigentümliche Laichverhalten des Stichlings erweckte die Aufmerksamkeit der Ethologen (TINBERGEN, 1951; REISMAN, 1968). Darüber hinaus ließ das Vorkommen einer scheinbar unregelmäßigen Beschilderung mit lateralen Knochenplatten den dreistachligen Stichling zum Objekt systematischer und genetischer Untersuchungen werden (LEINER, 1934; HEUTS, 1947; MÜNZING, 1959). Schließlich stand das Verbreitungsmuster dieser verschiedenartig beschilderten Fische im Mittelpunkt vieler zoogeographischer Untersuchungen (BERTIN, 1925; HEUTS, 1945; MÜNZING, 1963). Das Hauptinteresse der Wissenschaftler konzentrierte sich aber, wie aus den noch zu zitierenden Arbeiten hervorgeht, auf die Physiologie dieser Fische. Dennoch ist man bis heute über Feststellungen allgemeiner Art nicht hinausgekommen. Konkrete Vorstellungen über die Physiologie der verschiedenen Beschilderungstypen von Gasterosteus aculeatus, die eine zufriedenstellende Interpretation der eigentümlichen Verbreitung und des Wanderverhaltens dieser Fische zulassen würden, fehlen immer noch. Das ist wohl in erster Linie der Tatsache zuzuschreiben, daß das Tiermaterial, mit dem gearbeitet wurde, nicht homogen genug war. Es ist bisher versäumt worden, den physiologischen Untersuchungen die genetischen Verhältnisse innerhalb der Art Gasterosteus aculeatus zugrunde zu legen. Sie waren allerdings lange Zeit unbekannt geblieben. Erst 1959 gelang es MÜNZING, durch Wiederholung und richtige Interpretation der Kreuzungsexperimente von HEUTS (1947) die Genetik dieser Tiere aufzuklären. MÜNZING konnte zeigen, daß die verschiedenartigen

Phänotypen durch ein einziges mendelndes Genpaar kontrolliert werden. Er bezeichnete die Allele mit T und t, wobei T eine vollständige und t eine reduzierte laterale Beschilderung der Fische mit Knochenplatten bewirkt. Das T-Allel erweist sich in seiner phänotypischen Ausprägung indessen nur als halbdominant über t. Aus dieser Tatsache läßt sich die Existenz von drei genetisch beschreibbaren Phänotypen ableiten: 1. TT-Homozygote, die eine vollständige Beschilderung besitzen, die sich aus 28 bis 31 Knochenplatten zusammensetzt; 2. tt-Homozygote, die eine reduzierte Beschilderung aufweisen, wobei 6 oder weniger Knochenplatten zur Ausbildung kommen, und 3. das Kreuzungsprodukt zwischen diesen als "Formen" zu bezeichnenden Typen (de LATTIN, 1967), der Tt-Bastard, der eine zwischen 7 und 27 schwankende Anzahl lateraler Knochenplatten besitzt. Zur Kennzeichnung dieser drei Phänotypen mit ihrer unterschiedlich starken Beschilderung werden von MÜNZING (1959) in Anlehnung an CUVIER und VALENCIENNES (1829) die Bezeichnungen "trachurus", "semiarmatus" und "leiurus" vorgeschlagen (Abb. 1).

Jedem Beschilderungstyp läßt sich ein charakteristischer Biotop zuordnen. Die trachurus-Form bewohnt das kalte Salzwasser. Sie besitzt ihre typische Verbreitung an den Küsten Nordeuropas. Wo größere Flüsse eine Wanderung ins Binnenland gestatten, werden die Stichlinge der trachurus-Form im Frühjahr zu anadromen Laichwanderern. Die Stichlinge der leiurus-Form dagegen bevorzugen das küstennahe Süßwasser. Große Flußsysteme gestatten diesen Fischen eine Verbreitung bis weit ins Landesinnere. Auch bei den Süßwasserstichlingen wird während der Laichzeit ein Wanderverhalten beobachtet. Es beschränkt sich aber auf eine Wanderung innerhalb der Süßwasser führenden Gewässer (GREENBANK und NELSON, 1959). Die Stichlinge der semiarmatus-Form besitzen wiederum eine marine Verbreitung. Sie kommen als Mitglieder der sogen. Mischpopulation in den Küstengewässern Nordwesteuropas vor. Die Mischpopulation ist zum überwiegenden Teil aus Stichlingen der trachurus- und semiarmatus-Form zusammengesetzt. Der Prozentsatz an leiurus-Tieren innerhalb dieser Population ist nur gering. Auch die Fische der Misch-

population können wie die trachurus-Stichlinge im Frühjahr zu anadromen Laichwanderern werden. Wie BAGGERMAN (1957) an Fischen dieser Mischpopulation zeigen konnte, ist auch beim Stichling in der gleichen Weise wie bei allen bisher untersuchten Wanderfischen, das Schilddrüsenhormon Thyroxin für die Auslösung des Wandertriebes verantwortlich.

Die eigentümliche Verbreitung der drei Formen und ihr unterschiedliches Wanderverhalten müssen als Ergebnis von Bastardierung und Selektion angesehen werden. Es ist aber bis heute unbekannt geblieben, worauf diese selektive Bevorteilung der einen oder anderen Form in ihrem jeweiligen Milieu zurückzuführen ist. Ganz offensichtlich besteht aber ein Zusammenhang zwischen der die genetischen Verhältnisse direkt widerspiegelnden Beschilderung und dem jeweiligen Biotop der einzelnen Formen. Die morphologischen und ökologischen Kriterien vermögen demnach die Spezifität der einzelnen Populationen festzulegen, woraus sich Ansatzpunkte zur Klärung des physiologischen Verhaltens der drei Stichlingsformen ergeben. Sie wurden gesucht bei Unterschieden in der Osmoregulation der einzelnen Formen und ihrer Sensitivität gegenüber Thyroxin.

Als Untersuchungsmethode bot sich zunächst die quantitative Bestimmung der freien Aminosäuren im Muskelgewebe der Fische an. ANDERS und seine Mitarbeiter (1961 - 1965), die den Spiegel an freien Aminosäuren bei Poeciliiden im Zusammenhang mit der Tumorgenese untersuchten, konnten nämlich zeigen, daß diese Fische auf Umsetzen in verdünntes Salzwasser mit der Erhöhung ihres Aminosäurenspiegels reagierten. Die gleichen Beobachtungen hatten insbesondere KAVANAU (1953) sowie FLORKIN und dessen Mitarbeiter (FLORKIN, 1956) an Invertebraten gemacht und daraus auf die Beteiligung der Aminosäuren an der Osmoregulation geschlossen. Auch die Beobachtung an den Zahnkarpfen

wurde so interpretiert (ANDERS und Mitarb., 1962 b). Weitere Versuche von ANDERS und Mitarbeitern (1962 a) zeigten, daß auch Veränderungen der Temperatur- und Lichtverhältnisse auf die Höhe des Aminosäurenspiegels im Muskelgewebe der Fische Einfluß nehmen.

Die Wirkung von Thyroxingaben auf den Spiegel der freien Aminosäuren ist bisher noch nicht untersucht worden. Es liegen jedoch Ergebnisse histologischer und physiologischer Arbeiten an wanderfischen vor, die auf einen direkten Zusammenhang zwischen der Schilddrüsenaktivität und jenen Faktoren hinweisen, die auch den Aminosäurenspiegel beeinflussen (POTTS und PARRY, 1964), so daß die Annahme einer Korrelation zwischen der Schilddrüsenaktivität und dem Aminosäurenspiegel naheliegend erscheint.

Um schließlich auch Aussagen über die Intensität des Stoffwechsels machen zu können, was für die Beurteilung der Schilddrüsenfunktion von sehr großer Wichtigkeit ist (von BUDDENBROCK, 1950), wurden zusätzlich noch Messungen zur Bestimmung des Sauerstoffverbrauchs der Fische durchgeführt. Da es bei diesen Versuchen um einen Vergleich der physiologischen Verhältnisse bei sehr nahe verwandten Tieren ging, wurde der Homogenität des zur Untersuchung kommenden Tiermaterials eine besondere Bedeutung beigemessen. Ein Arbeiten mit Freilandtieren schied deshalb aus. Stattdessen wurden Versuchstiere verwendet, die unter konstanten Bedingungen gezüchtet worden waren.

Der experimentelle Teil der vorliegenden Arbeit besteht im wesentlichen aus zwei Abschnitten, die jedoch in enger Beziehung zueinander stehen. Im ersten Abschnitt wird mit Hilfe der Aminosäurenbestimmung versucht, Aufschluß zu erhalten über die Osmoregulationsfähigkeit der drei Formen des dreistachligen Stichlings und deren Sensitivität gegenüber Thyroxin. Der zweite Abschnitt beschäftigt sich

mit den Messungen zur Bestimmung des Sauerstoffverbrauchs der Fische und weiteren Untersuchungen, die geeignet erschienen, die Ergebnisse des ersten Teils zu untermauern und das gewonnene Bild abzurunden.

## B. MATERIAL UND METHODE

### I. Die Fischzucht

#### 1. Die Ausstattung des Aquarienraumes

Für die Durchführung der Fischzucht und der daran anschließenden Versuche stand der Aquarienraum des Zoologischen Instituts zur Verfügung. Er befindet sich im Keller des Gebäudes. Seine kleinen Fenster wurden zur Verhinderung unkontrollierter Lichteinstrahlung verdunkelt. Die Beleuchtung des Raumes erfolgte durch weiße Leuchtstoffröhren, die etwa 15 cm über den Aquarien angebracht waren. Für ihre Beleuchtungsstärken ergaben sich am oberen Rand der Aquarien Werte von 41o bis 52o Lux.

Als "Tageslänge" wurde eine Photoperiode von 8 bzw. 16 Stunden gewählt. Sie entspricht damit jeweils der kürzesten und der längsten Helligkeitsdauer in unseren Breiten. Im folgenden wird diesbezüglich von Kurztag- bzw. Langtagbedingungen gesprochen. Die Regulierung der Photoperioden erfolgte durch elektrische Uhren. Die Ausstattung an Aquarien bestand in 28 6o1-Glasbecken (60 x 29 x 37 cm) und 32 12l-Plastikbecken (36 x 18 x 20 cm). Die Versorgung mit Preßluft zur Filterung und Durchlüftung der Aquarien wurde durch ein Preßluftaggregat und zwei Wisa-3oo-Pumpen gewährleistet.

#### 2. Das Züchten von Stichlingen

Das Material für die Zucht der drei Formen des dreistachligen Stichlings stammte aus zwei eng begrenzten Biotopen. Die Elterntiere wurden jeweils Anfang Mai 1966 und 1967 gefangen: die Stichlinge der leiurus-Form im Höllengraben bei Überherrn/Saar und die der trachurus-Form in einem Gezeitengraben an der Weddewardener Schleuse bei Bremerhaven (Abb. 2 und 3).

Die Kreuzungen zur Herausbildung der drei Beschilderungsformen fanden statt unter Berücksichtigung der von MÜNZING (1959) für diese Fische aufgestellten Vererbungsregeln. Die Zucht der Stichlinge erfolgte unter Langtagbedingungen. Um bei den späteren Versuchen mögliche Fehler durch Altersunterschiede der Fische zu vermeiden, wurde die Laichzeit der Elterntiere auf 10 Tage begrenzt. Das Laich- und Brutgeschäft fand statt in den 60l-Glasaquarien, die zu diesem Zweck mit Sand, Baumwollfäden und Büscheln von Grünalgenfäden versehen worden waren. In jedes der Aquarien wurde ein Männchen hineingesetzt. Es erwies sich als vorteilhaft, unter den Männchen im Hochzeitskleid die aggressivsten auszusuchen. Der Bau des Nestes - sobald einmal damit begonnen worden war - dauerte nur wenige Stunden. Dann wurde ein laichreifes Weibchen hinzugesetzt. Nach Ablegen der Eier im Nest und nach deren Besamung durch das Männchen wurde das Weibchen wieder herausgefangen. Das Männchen übernahm nun die Brutpflege. Nach etwa 6 Tagen schlüpfte die Brut, und das Männchen konnte aus dem Aquarium entfernt werden. Gefüttert wurden die Fischlarven mit jungen Artemien. Nach einigen Wochen konnten die herangewachsenen Fische bereits Wasserflöhe fressen, und schließlich nahmen sie auch Tubificiden an. Trockenfutter ließen sie stets liegen.

Jeweils am 1. August 1966 und 1967 wurde auf Kurztag umgeschaltet. Zu diesem Zeitpunkt hatten die Jungfische bereits eine Länge von durchschnittlich 17 mm erreicht. Sie wurden nun zu je 20 bis 25 Tieren auf die 28 Glasaquarien verteilt, die inzwischen alle mit Wasserpflanzen (Elodea) und einem Kiesfilter ausgestattet worden waren. Regelmäßig am 1. März des folgenden Jahres wurde mit den Versuchen begonnen. Die Fische waren dann 10 Monate alt und hatten im Durchschnitt eine Länge von 4 cm erreicht. Die Versuche unter Kurztagbedingungen nahmen etwa 4 Wochen in Anspruch. Dann wurden Langtagbedingungen eingeschaltet. Nach etwa 9 Wochen waren alle Fische geschlechtsreif, und es wurde mit den Versuchen unter Langtagbedingungen begonnen. Sie dauerten etwa 5 Wochen. Wie

BAGGERMAN (1957, 1962) nachweisen konnte, unterscheiden sich die einjährigen Stichlinge in ihrem physiologischen Verhalten grundsätzlich nicht von den zweijährigen Stichlingen.

## II. Die Durchführung der Versuche

### 1. Die Bestimmung der Formzugehörigkeit

Bevor die Fische den Versuchsbedingungen unterworfen werden konnten, mußte ihre Formzugehörigkeit ermittelt bzw. überprüft werden. Die bisher beschriebenen Methoden zur Identifizierung der Beschilderungstypen beruhen auf der Anfärbung der Knochenplatten durch Chemikalien (MÜNZING, 1959). Ihre Anwendbarkeit beschränkt sich allein auf fixiertes Fischmaterial. Die Durchführung der vorgesehenen Versuche aber verlangte nach einer Methode, die eine schnelle und exakte Zählung der Knochenplatten am lebenden Fisch gestattete, wobei der Fisch in keiner Weise geschädigt werden durfte. Dieses Problem konnte auf sehr einfache Weise gelöst werden. Eine dünne, durchsichtige Kunststoffolie wurde leicht an die Seite des Fisches angedrückt, bis sich die Knochenplatten in ihren Umrissen deutlich gegen die dunkelen Hautpigmente abhoben. Die laterale Beschilderung aller drei Formen erwies sich als symmetrisch, so daß jeweils nur eine Seite des Stichlings untersucht zu werden brauchte.

### 2. Die Versuchsbedingungen

Die einzelnen Versuche wurden stets mit fünf Fischen einer Beschilderungsform in einem gut durchlüfteten 12l-Plastikaquarium durchgeführt und dauerten jeweils 7 Tage. Diese Zeitspanne hatte sich in den Vorversuchen als günstig erwiesen. Sie kam zudem der Forderung entgegen, nach Möglichkeit jede Art von Schockwirkung auf die Versuchstiere auszuschließen, damit gewährleistet war, daß die Ergebnisse der Aminosäurenbestimmung und der Messung des Sauerstoffverbrauchs jeweils eine echte Anpassung des Stoffwechselgeschehens an die

gewählten Versuchsbedingungen widerspiegelten. Die "Belastung" der Fische wurde zudem in einer für jeden Versuch festgelegten, möglichst harmonischen Stufenfolge vorgenommen. So wurde die Temperatur des Wassers in den Kälte-Versuchen innerhalb von 7 Tagen schrittweise von 20° C auf 4° C gesenkt. Die Konzentration des Salzwassers in den Osmoregulationsversuchen erfuhr in 7 Tagen eine Steigerung von 5 °/oo auf 35 °/oo. In den Versuchen mit dem Hormon Thyroxin wurde die Konzentration an den ersten vier Tagen bei 1 : 1 000 000 gehalten und erst am vierten Tag verdoppelt (HOAR, 1951; BAGGERMAN, 1957). Bei den Versuchen mit Thioharnstoff, der hier als Thyreostatikum dienen sollte, wurde ähnlich verfahren. Eine Verdoppelung der Konzentration auf den Wert 0,072 % erfolgte allerdings schon am 2. Tag (LEVER u. Mitarb. 1949; HOAR, 1951; BAGGERMAN, 1957, 1962).

Der kurzen Beschreibung der soeben aufgezählten Versuche müssen noch Einzelheiten technischer Art hinzugefügt werden. Bei den Kälteversuchen erfolgte das stufenweise Absenken der Wassertemperatur in den Versuchsaquarien indirekt durch fast vollständiges Eintauchen der Aquarien in das Wasser einer Kühlwanne. Diese war mit zwei Milchkühlgeräten der Firma Brown Boveri und Cie. ausgestattet, die hier als Tauchkühler Verwendung fanden und deren Leistung über einen Thermostaten reguliert wurde. Die Messung der Temperatur erfolgte in einem gut durchlüfteten, eingetauchten Versuchsaquarium. Das Salzwasser für die Osmoregulationsversuche wurde stets künstlich hergestellt mit dem Meersalz der Firma W. Meyer, Itzehoe. Das Thyroxin stammte von der Firma Serva, Heidelberg. Der Thioharnstoff und die Chemikalien für die Sauerstoffbestimmungen wurden als analysenreine Ware von der Firma Merck, Darmstadt, bezogen.

Bei den Versuchen mit Thyroxin erschien es angebracht, das "Hormonbad" täglich zu erneuern, da das Thyroxin leicht durch Mikroorganismen zersetzt wird (BAGGERMAN, 1957). Auch die Versuche mit Salzwasser machten eine tägliche Erneuerung des Wassers und damit ein tägliches Umsetzen der Fische notwendig.

Um eine möglicherweise durch dieses Umsetzen erzeugte Streßwirkung in den Griff zu bekommen, wurden alle Versuchsaquarien täglich neu hergerichtet. Das Wasser für die Versuche stammte aus dem Wassernetz der Universität und besaß eine Härte von 4,2 deutschen Härtegraden. Zur Temperaturangleichung wurde das Wasser bereits am Vortage in die nach dem Umsetzen freigewordenen, gereinigten Versuchsaquarien eingefüllt. Das tägliche Umsetzen der Fische und das Neuherrichten der Aquarien war zwar mit erhöhtem Arbeitsaufwand verbunden, es erwies sich aber von großem Nutzen, weil so eine auf die Dauer zu erwartende Verunreinigung des Wassers durch Kot und Nahrungsreste vermieden wurde. Die Futterung der Fische erfolgte kurz vor dem Umsetzen. Es wurde täglich einmal mit Tubifex gefüttert. Am letzten Versuchstag erhielten die Fische kein Futter mehr.

## III. Die Auswertung der Versuche

### 1. Die Bestimmung des Frischgewichts (FG) und des Trockengewichts (TG) des Gewebes

Zur Aufbereitung kam der etwa 500 mg wiegende dorsocaudale Teil des Muskelgewebes. Nach einer genauen Bestimmung des Frischgewichts wurde das Gewebe zum Aufbrechen der Zellen in flüssigen Stickstoff getaucht. Daran schloß sich sofort eine 20-stündige Gefriertrocknung an, der eine zweite Wägung folgte, die das Trockengewicht ergab.

### 2. Die Bestimmung des Gehalts an freien Aminosauren im Gewebe

#### a) Die Extraktion der freien Aminosäuren

Das trockengefrorene Gewebe wurde mit einer Schere zerkleinert, in einen zum Sorvall-Omni-Mixer gehörenden Stahlbecher gegeben und zur Extraktion der freien Aminosäuren mit einer Lösung von Methanol/$\frac{n}{20}$ HCl (4:1) versetzt. Zu je 100 mg des

auf Frischgewicht bezogenen Gewebes wurden 3 ml Extraktionsmittel gegeben. Das Homogenisieren des Gewebes im Omni-Mixer erfolgte 6 Minuten bei höchster Leistung des Gerätes, wobei der Stahlbecher durch Eintauchen in ein Eisbad gekühlt wurde. Nach anschließender Zentrifugation des Homogenats konnte in dem klaren Überstand die quantitative Bestimmung der freien Aminosäuren vorgenommen werden.

b) Die quantitative Gesamtbestimmung der freien Aminosäuren in vitro

Die Bestimmung der Gesamtmenge der freien Aminosäuren erfolgte spektrophotometrisch. Es wurden jeweils 100 µl Extrakt mit einer auf diese Menge geeichten MARBURG-Hubpipette in ein kurzes Reagenzglas gegeben, das eine 10 ml-Markierung besaß. Nach Zugabe von 1 ml Ninhydrin-Reagenz, das nach der Methode von MOORE und STEIN (1954) bereitet worden war, wurde das Reagenzglas für 30 Minuten in ein 90° C heißes Wasserbad gestellt, um den Ablauf der Farbreaktion zu beschleunigen. Die so erhaltene tiefblaue Lösung mußte zunächst durch Auffüllen des Reagenzglases mit einer Lösung von Methanol/$\frac{n}{20}$ $Na_2HPO_4 \cdot 2H_2O$ (6:4) bis zur 10 ml-Marke verdünnt werden, bevor eine spektrophotometrische Auswertung möglich war. Die Messung der Extinktion erfolgte in 5 ml-Durchlaufküvetten von 1 cm Schichtdicke bei 570 nm. Jedem Extrakt wurden drei Proben entnommen. Die Menge der angefärbten und verdünnten Probelosung gestattete jeweils eine zweimalige Messung der Extinktion. Als Standard wurde die Aminosäure Alanin gewählt. Die Angabe der Konzentration an freien Aminosäuren erfolgt in µMol pro Gramm Frischgewicht bzw. Trockengewicht (µMAS/gFG bzw. µMAS/gTG).

c) Die halbquantitative Einzelbestimmung der freien Aminosäuren mittels Papierchromatographie

Es wurde auf die halbquantitative Bestimmung der einzelnen Aminosäuren mittels der zweidimensionalen Papierchromatographie zurückgegriffen. Sie erwies sich für die aufgetretene

Fragestellung als ausreichend. Für die zweidimensionale papierchromatographische Analyse der freien Aminosäuren hatte sich die Papiersorte 2o4o bM der Firma Schleicher und Schüll bewährt (STEITZ, 1963). Es wurden jeweils 15o µl Extrakt im Auslaufverfahren aufgetragen. Die Entwicklung zu zweidimensionalen Chromatogrammen erfolgte mit den von PFENNIG (1954) vorgeschlagenen Lösungsmittelkombinationen Butanol:Eisessig: Wasser (4:1:1) in der ersten Dimension und α-Picolin:Eisessig: Wasser (75:2:23) in der zweiten Dimension. Es wurde stets absteigend chromatographiert. Zum Anfärben der Chromatogramme fand das Ninhydrin-Sprühreagenz der Firma Merck Verwendung.

3. Die Bestimmung des Sauerstoffverbrauchs der Fische

Die Fische in den Versuchen zur Bestimmung des Sauerstoffverbrauchs wurden den gleichen Bedingungen unterworfen wie jene in den Versuchen zur Bestimmung des Gehalts an freien Aminosäuren. Eine Messung des Sauerstoffverbrauchs zu Beginn des Versuchs im Süßwasser bei 20° C lieferte den Bezugswert für die entscheidende Messung, die am 7. Tag unter veränderten Bedingungen, in der Regel unter "Belastung", erfolgte. Bei der Durchführung der Messungen fanden speziell die Empfehlungen von SCHLIEPER (1955) und FRY (1957) Berücksichtigung. Die fünf Fische einer Versuchsgruppe wurden in eine 20 cm lange Kammer von 7cm Durchmesser eingebracht. Die Kammer wurde vom Wasser des jeweiligen Versuchsmediums gleichmäßig durchströmt. Diese Versuchsanordnung hatte den Vorteil, daß eine zusätzliche Belastung der Fische durch die Abnahme des Sauerstoffpartialdrucks, wie sie in einem geschlossenen Behalter auftritt, vermieden wurde. Die Fließgeschwindigkeit des Wassers betrug stets 20 ccm pro Minute und konnte durch Ausbau des Wasservorratsbehälters zu einer MARIOTTE'schen Flasche konstant gehalten werden (Abb. 4).

Vor dem Beginn des Versuchs wurde das Wasser im Vorratsgefäß 20 Minuten kräftig durchlüftet, um es maximal mit Sauer-

stoff anzureichern. Damit die Fische sich an die Versuchsbedingungen gewöhnen konnten, erfolgte die erste Sauerstoffmessung erst nach 30 Minuten. Der Sauerstoffgehalt des ein- und ausströmenden Wassers wurde mittels der WINKLER-Methode bestimmt. Aus der Differenz dieser Werte unter Berücksichtigung der Fließgeschwindigkeit des Wassers ließ sich der Sauerstoffverbrauch der Fische errechnen (SCHLIEPER, 1955):

$$X = (E - A)\, W$$

E ist der Sauerstoffgehalt des einströmenden Wassers in ccm/l. Er wird vor Beginn und nach Abschluß des Versuchs gemessen. A steht für den Sauerstoffgehalt des ausströmenden Wassers in ccm/l. Sein Wert ergibt sich aus insgesamt drei Messungen, die im Abstand von 15 Minuten durchgeführt werden. W ist die Wassermenge in Litern, die die Fischkammer in einer Stunde durchströmt. Aus diesen Werten ergibt sich nach obiger Formel der Sauerstoffverbrauch in ccm pro Stunde. Damit die Werte vergleichbar werden, erfolgt eine Umrechnung auf 100 g Lebendgewicht.

Es soll nicht versäumt werden zu erwähnen, daß die Versuche, in denen mit $4^{\circ}$ C kaltem Wasser gearbeitet wurde, große Schwierigkeiten bereiteten. Trotz bestmöglicher Kühlung stieg die Temperatur in der Fischkammer während des Versuchs von $4^{\circ}$ C auf $6{,}5^{\circ}$ C an. Da dieser Temperaturanstieg die Versuche aller drei Formen gleichmäßig betraf, brauchte dieser Tatsache jedoch für die vergleichende Beurteilung der Versuchsergebnisse keine wesentliche Bedeutung beigemessen zu werden.

## C. PHYSIOLOGISCHE ANALYSE

### I. Der Gehalt an freien Aminosäuren im Muskelgewebe der drei Formen des dreistachligen Stichlings

Die allgemeinen Vorstellungen von den Reaktionswegen und den Wechselbeziehungen im intermediären Stoffwechsel ließen schon früh auf ein Vorkommen inter- und intrazellulärer, nicht proteingebundener Aminosäuren schließen. Die Existenz dieser als "freie Aminosäuren" bezeichneten Substanzen konnte inzwischen durch zahlreiche Beobachtungen und Analysen nachgewiesen werden (KAVANAU, 1953; FLORKIN, 1956; FLORKIN und Mitarb., 1964; POTTS, 1958; SCHOFFENIELS, 196o; ANDERS und Mitarb., 196o - 1965; DUCHATEAU-BOSSON und Mitarb., 1961; JEUNIAUX und Mitarb., 1961; AWAPARA, 1962; STEITZ, 1963; VIRKAR, 1965; KRISHNAMOORTHI und KRISHNASWAMY, 1965; CLARK 1968 a, 1968 b u.a.). In ihrer Gesamtheit bilden die freien Aminosäuren den Aminosäuren-Pool, dessen Pegelstand als Aminosäurenspiegel bezeichnet wird. Die insbesondere von ANDERS und Mitarb., STEITZ und ANDERS (1966), SILBER (1941), LEWIS (1952) sowie GERSCH und Mitarb. (1967) durchgeführten Untersuchungen legen die Vermutung nahe, daß den freien Aminosäuren im Stoffwechselgeschehen nicht nur eine Bausteinfunktion zukommt, sondern daß sie, wie ANDERS 1964 formulierte, "konzentrationsabhängige biochemische Wirkungen entfalten, die weit über ihre metabolischen Funktionen hinausgehen" (ANDERS und Mitarb., 1964).

Die von ANDERS und Mitarb. entdeckte Tatsache, daß der Aminosäurenspiegel genetisch fixiert ist, erscheint als selbstverständliche Folge der grundlegenden Bedeutung der freien Aminosäuren für den Ablauf der Lebensprozesse. Wie aus den Untersuchungen von ANDERS (1964) weiter hervorgeht, können bereits die Rassen einer Art einen charakteristischen Aminosäurenspiegel besitzen. Diese Feststellung läßt vermuten, daß auch bei den drei Formen der Art Gasterosteus aculeatus

Unterschiede im Aminosäurenspiegel vorliegen. Der art- bzw. rassenspezifische Aminosäurenspiegel, so stellten ANDERS und Mitarb. (1962 a) außerdem fest, ist in Höhe und Zusammensetzung den Einflüssen von Umweltfaktoren wie Temperatur und Licht sowie bei Fischen auch der Salinität des Wassers unterworfen. Von den Umweltfaktoren kommt den Lichtverhältnissen eine entscheidende Bedeutung zu (SELIGER und McELROY, 1965). Der dreistachlige Stichling hat sich, wie fast alle anderen Lebewesen auch, die rhythmischen Schwankungen der Lichtverhältnisse insbesondere der Tageslängen für die Sicherung seiner Existenz zunutze gemacht. Das zeigen die Untersuchungen von BAGGERMAN (1957) an Stichlingen der Mischpopulation. Aus ihnen geht hervor, daß die elementaren Lebensprozesse wie Wachstum und Geschlechtsreife durch jahreszeitlich bedingte Unterschiede in der Tageslänge gesteuert werden. Es wurde deshalb beschlossen, die Versuche jeweils unter Kurztag- und Langtagbedingungen durchzuführen.

1. Die Ergebnisse der Versuche unter Kurztagbedingungen

BAGGERMAN (1957) konnte an Stichlingen der Mischpopulation zeigen, daß diese Fische, unbeeinflußt von anderen Umweltfaktoren, unter Kurztagbedingungen mit einer noch zu besprechenden Ausnahme nie geschlechtsreif werden. Diese Feststellung ließ sich im Verlauf der vorliegenden Untersuchungen bestätigen. Während dieser in unseren Breiten für den Winter charakteristischen Photoperiode halten sich die Stichlinge der trachurus- und semiarmatus-Form im Meer auf, die der leiurus-Form verbringen diese Zeit normalerweise im Süßwasser. Von den wenigen in der Mischpopulation vertretenen leiurus-Stichlingen soll hier zunächst abgesehen werden.

In den im folgenden dargestellten Versuchen wurde eine Unterscheidung zwischen männlichen und weiblichen Stichlingen nicht vorgenommen. Sie wäre bei Stichlingen außerhalb der Laichzeit auch kaum möglich gewesen (BAGGERMAN, 1957).

a) nach Adaptation an Süßwasser

aa) bei 20° C

Die Stichlinge waren unter Kurztagbedingungen im Süßwasser bei 20° C gezüchtet worden. Deshalb erschienen die Versuche unter diesen Voraussetzungen besonders gut geeignet, eine Aussage zuzulassen darüber, ob und in welcher Weise eine Differenzierung des artspezifischen Aminosäurenspiegels stattgefunden hatte.

Wie aus den Ergebnissen hervorgeht (Tab. 1, Zeile 1), liegen die Werte für die Salzwasserformen eng beieinander. Das kommt besonders in den auf das Trockengewicht bezogenen Werten zum Ausdruck. Zudem fällt auf, daß diese Werte niedriger liegen als bei der Süßwasserform. Etwa die gleichen formspezifischen Unterschiede bestehen für den Wassergehalt der Gewebe, der sich aus einem Vergleich der jeweiligen Aminosäurenkonzentrationen, pro Frisch- und Trockengewicht, erschließen läßt. Es erhebt sich nun die Frage, ob diese Ergebnisse zufälliger Natur sind, oder ob sich möglicherweise mit ihnen eine Typenspezifität ankündigt, die auch für die Ergebnisse der folgenden Versuche kennzeichnend ist.

Um diese Ergebnisse möglichst plastisch zu machen, werden die unter diesen Bedingungen für die einzelnen Formen gewonnenen Werte als Bezugsgrößen gewählt und jeweils gleich 1oo gesetzt. Dabei soll in Zukunft dem Wert des Aminosäurenspiegels, bezogen auf das Frischgewicht, eine besondere Aufmerksamkeit geschenkt werden, da in ihm auch eine Aussage über die regulierende Wirkung des Wassergehalts der Gewebe enthalten ist. Denn ein Vergleich dieses Wertes mit dem des Aminosäurenspiegels, bezogen auf das Trockengewicht, gibt Auskunft über das Funktionieren dieser Regulation.

bb) bei 4° C

Die von ANDERS und Mitarb. im Hinblick auf die Tumorgenese untersuchten Zahnkarpfen reagierten auf das Absinken der Temperatur durch Erhöhung ihres Aminosäurenspiegels. Derselbe Effekt führte bei Drosophila melanogaster zu dem gleichen Ergebnis (ANDERS und Mitarb., 1964).

Das gleiche Verhalten zeigt sich auch bei den Stichlingen (Tab. 1, Zeile 2). Der Aminosäurenspiegel steigt bei allen drei Formen an, am stärksten bei den Stichlingen der beiden Salzwasserformen. Jedoch liegen die Werte für letztere so weit auseinander, daß im Hinblick auf das Verhalten des Aminosäurenspiegels eine Abgrenzung der Salzwasserstichlinge von den Süßwasserstichlingen in diesem Falle nicht völlig gerechtfertigt erscheint.

b) nach Adaptation an Salzwasser

aa) bei 20° C

Die Untersuchung des Aminosäurenspiegels der Stichlinge nach Adaptation an Salzwasser versprach besonders aufschlußreich zu werden. ANDERS und Mitarb. hatten bei Versuchen, die sie wiederum im Hinblick auf die Tumorgenese an Poeciliiden durchführten, festgestellt, daß diese normalerweise im Süßwasser lebenden Fische auf das Umsetzen in verdünntes Salzwasser mit einer Erhöhung des Aminosäurenspiegels reagieren. Diesen Anstieg des Gehalts an freien Aminosäuren im Gewebe brachten sie mit dem osmoregulatorischen Verhalten der Fische in Zusammenhang. Ein solcher Schluß lag nahe, nachdem besonders FLORKIN und dessen Mitarb. (1956, 1964) in einer Vielzahl von Arbeiten speziell an Invertebraten gezeigt hatten, daß die Aminosäuren eine wichtige Rolle spielen bei der Osmoregulation dieser Tiere.

Derlei bisher an Stichlingen gemachte Untersuchungen beschränken sich auf Toleranzversuche mit Salzwasser, wobei jeweils

der osmotische Druck und der Chloridspiegel des Blutes kontrolliert wurden (KOCH und HEUTS, 1943). Es stellte sich dabei heraus, daß sowohl schwach beschilderte als auch stark beschilderte Stichlinge außerhalb der Laichzeit, also unter Kurztagbedingungen, über ein gutes Osmoregulationsvermögen verfügen. Dies zeigte sich darin, daß ein Umsetzen dieser Fische in natürliches Salzwasser von 35 °/oo keine Veränderungen im osmotischen Druck und im Chloridspiegel des Blutes mit sich brachte. Diese Feststellung deutete zunächst nicht darauf hin, daß unter gleichen Bedingungen Unterschiede im Aminosäurenspiegel der drei Formen vorliegen würden.

Wie die eigenen Untersuchungen nun aber überraschenderweise zeigen, treten sie sehr wohl auf (Tab. 1, Zeile 3) und zwar reagiert der Aminosäurenspiegel der trachurus- und semiermatus-Form auf die Salzwasserbedingung vollkommen anders als der der leiurus-Form. Während er bei den Stichlingen der beiden Salzwasserformen schwach abfällt, steigt er bei denen der Süßwasserform stark an. Lediglich das Verhalten des Aminosäurenspiegels der Süßwasserform entspricht also dem der von ANDERS und Mitarb. untersuchten Zahnkarpfen. Die vorliegenden Ergebnisse lassen jedoch hinsichtlich der Sonderstellung der Süßwasserform noch weitere Schlüsse zu. Wenn man die jeweils auf das Frisch- bzw. Trockengewicht umgerechneten Werte der Aminosäurenkonzentrationen miteinander vergleicht, so kann man feststellen, daß bei der Süßwasserform der Aminosäurenspiegel, bezogen auf das Frischgewicht, stärker angestiegen ist als derjenige, bezogen auf das Trockengewicht. Dieses weist darauf hin, daß die Stichlinge der Süßwasserform in relativ warmem Salzwasser von 20° C einem, wenn auch nur geringen, Austrocknungseffekt unterliegen. Bei den Stichlingen der beiden Salzwasserformen ist das nicht zu beobachten.

Um herauszufinden, wie sich der erhöhte Aminosäurenspiegel bei den Süßwasserstichlingen zusammensetzt, wurde eine zwei-

dimensionale papierchromatographische Analyse durchgeführt (Abb. 5). Sie ergab, daß vor allem die niedrigen Aminosäuren Glycin und Alanin in vermehrtem Umfang angereichert worden waren. Dieses Ergebnis festigt die Vorstellung von der osmoregulatorischen Funktion der Aminosäuren. Es steht zudem in Einklang mit den von ANDERS und seinen Mitarbeitern an Zahnkarpfen bzw. von FLORKIN und seinen Mitarbeitern an Invertebraten gemachten Beobachtungen. Wie aus den Untersuchungen von SCHOFFENIELS (1960) an Eriocheir sinensis hervorgeht, handelt es sich bei den osmoregulatorisch wirksamen Aminosäuren stets um intrazellulär vorkommende Aminosäuren. Es wird angenommen, daß es bei den Fischen genau so ist.

bb) bei 4° C

Schon BERTIN (1925) hatte Überlegungen darüber angestellt, warum die Stichlinge mit der stärkeren Beschilderung nur im kalten Salzwasser des Nordens und die mit der schwächeren Beschilderung fast ausschließlich im wärmeren Süßwasser des Südens vorkommen. Eine Erklärung dafür suchte er im Wirksamwerden eines Temperatur- und Salinitätsgradienten. Bei aller Vereinfachung schien diese Vorstellung eines wahren Kernes nicht zu entbehren. HEUTS (1945) ging dieser Spur mit physiologischen Methoden nach. Er untersuchte den Chloridspiegel des Blutes von stark und schwach beschilderten Stichlingen in Abhängigkeit von der Temperatur und der Salinität des Milieus. Dabei stellte er fest, daß der Chloridspiegel und damit auch das Osmoregulationsvermögen bei beiden Beschilderungstypen, also unabhängig von deren Beschilderung, in Salzwasser normaler Konzentration mit ansteigenden Temperaturen abnimmt. Bei den wenig beschilderten Stichlingen stellte HEUTS (l.c.). allerdings auch zu tiefen Temperaturen hin ein vermindertes Osmoregulationsvermögen fest. Diese Tatsache ist in diesem Zusammenhang besonders bemerkenswert. Sie spiegelt sich auch in den Ergebnissen der vorliegenden Untersuchungen wider (Tab. 1, Zeile 4).

Es kommt zu einem Anstieg des Aminosäurenspiegels bei allen drei Formen insbesondere bei der Süßwasserform. Außerdem läßt sich bei letzterer wieder ein Austrocknungseffekt feststellen, der in seinem Ausmaß schon als pathologisch angesehen werden kann. Diese Ergebnisse sowie die Beobachtungen von HEUTS (l.c.) an den schwach beschilderten Formen, die sicherlich der leiurus-Form angehörten, legten die Vermutung nahe, daß sich die Stichlinge der Süßwasserform möglicherweise in kaltem Salzwasser nicht wohlfühlten. Um diesen Sachverhalt eingehender zu prüfen, wurde eine spezielle Untersuchung durchgeführt (s. S. 53).

c) nach Adaptation an Thyroxin

aa) bei 20° C

Daß die Fähigkeit zur Osmoregulation bei den Stichlingen von der Aktivität der Schilddrüse und damit vom Thyroxin-Spiegel des Blutes beeinflußt wird, geht schon aus der Arbeit von KOCH und HEUTS (1942) hervor. Sie untersuchten die Wirkung von Thyroxin-Gaben auf den osmotischen Druck und den Chloridspiegel des Blutes in Abhängigkeit von der Salinität des Milieus. Dabei stellte sich heraus, daß bereits im Süßwasser nach Verfütterung thyroxinhaltiger Nahrung eine Verminderung der Osmoregulationsfähigkeit eintritt. Der osmotische Druck des Blutes und auch der Chloridspiegel sanken leicht ab. Leider machten KOCH und HEUTS keine eindeutigen Angaben über die Beschilderung der zur Untersuchung gekommenen Stichlinge. Da sie aber die Ergebnisse mit dem anadromen Wanderverhalten der Stichlinge in Verbindung brachten, ist anzunehmen, daß sie mit Fischen der Mischpopulation arbeiteten. BAGGERMAN (1957) zeigte mit Hilfe einer sogen. Salinitätsorgel, daß das Osmoregulationsvermögen mit dem Wanderverhalten gekoppelt ist. Durch Thyroxingaben wandelte sie die Salzwasservorliebe von Stichlingen der Mischpopulation innerhalb von 5 Tagen in eine Süßwasservorliebe um. Es muß

noch darauf hingewiesen werden, daß KOCH und HEUTS und auch BAGGERMAN ihre Versuche nicht bei 20° C, sondern bei 10° bzw. 9° C durchführten, bei Temperaturen also, die zwischen den hier gewählten Temperaturbedingungen liegen.

Zu welchen Ergebnissen kommt nun eine nach den drei Formen des dreistachligen Stichlings differenzierte Analyse der Wirkung des Thyroxins auf den bei diesen Untersuchungen als Indikator für das osmoregulatorische Verhalten dienenden Aminosäurenspiegel? Das Resultat fällt überraschend eindeutig aus (Tab. 1, Zeile 5). Während der Aminosäurenspiegel der Salzwasserstichlinge auf ein abnorm niedriges Niveau absinkt, zeigt sich derjenige der Süßwasserstichlinge von der Wirkung des Thyroxins kaum beeinflußt. Für das stark ausgeprägte Wanderverhalten der beiden Salzwasserformen liegt damit ein erster deutlicher Hinweis vor.

bb) bei 4° C

Unter Berücksichtigung der Tatsache, daß zur Zeit der Stichlingswanderung das Wasser in der Natur noch winterlich kalt ist, konnten von einem Versuch, in dem die Wirkung des Thyroxins an Stichlingen untersucht wurde, die an Kälte adaptiert waren, neue Hinweise zur Klärung des Wanderverhaltens dieser Fische erhofft werden. KOCH und HEUTS (l.c.) und BAGGERMAN (l.c.) müssen ähnlich gedacht haben, als sie beschlossen, ihre Versuche bei 10° bzw. 9° C durchzuführen.

Wie aus den Ergebnissen der Versuche bei 4° C hervorgeht (Tab. 1, Zeile 6), zeigen nun auch die Stichlinge der Süßwasserform nach Thyroxingabe ein starkes Absinken ihres Aminosäurenspiegels. Bemerkenswert ist außerdem, daß unter diesen Bedingungen bei keiner der drei Formen ein Austrocknungseffekt beobachtet werden kann.

cc) bei 20° C und zusätzlicher Adaptation an Salzwasser

Der bereits zitierten Arbeit von KOCH und HEUTS (1942) ist als weiteres Ergebnis zu entnehmen, daß an Salzwasser adaptierte Stichlinge nach Verfütterung von thyroxinhaltiger Nahrung bereits nach 24 Stunden an einem zu hohen Chloridspiegel des Blutes sterben können. Offensichtlich wurden diese Tiere durch eine Überdosis des Hormons vergiftet, denn solche Erfahrungen konnten bei den Versuchen von BAGGERMAN und den vorliegenden Untersuchungen nicht gemacht werden.

Das Verhalten des Aminosäurenspiegels der einzelnen Formen des dreistachligen Stichlings, nach ihrer Adaptation an Salzwasser und Behandlung mit Thyroxin nach den Angaben von BAGGERMAN läßt sich aus Zeile 7 der Tab. 1 entnehmen. Es ist bemerkenswert, daß es bei den Salzwasserformen nicht zu einer Addition der Wirkung von Thyroxin und Salzwasser in Richtung eines noch stärkeren Absinkens des Aminosäurenspiegels kommt. Man ist eher geneigt, von einem die Wirkung des Thyroxins abmildernden Einfluß des Salzwassers zu sprechen. Eine ebenfalls abschwächende Wirkung, diesmal aber durch Verhinderung eines zu starken Ansteigens des Aminosäurenspiegels, scheint bei den Stichlingen der Süßwasserform vom Thyroxin auszugehen. Ein Austrocknungseffekt läßt sich nur bei den Süßwasserstichlingen nachweisen.

dd) bei 4° C und zusätzlicher Adaptation an Salzwasser

Bei den Stichlingen der Süßwasserform hatte sich gezeigt, daß ein Absenken der Temperatur die Wirkung des Thyroxins auf den Aminosaurenspiegel zu sensibilisieren vermag. Aber nicht nur aus diesem Grunde erschien die Durchführung eines Versuches sinnvoll, bei dem zusätzlich zur Thyroxingabe und Salzwasseradaptation ein Absenken der Temperatur erfolgte. Bekanntlich halten sich die Stichlinge der Salzwasserformen, bevor es unter Langtagbedingungen über die tropinen Hormone

der Hypophyse zur Ausschüttung von Thyroxin und zur Ausbildung der Gonaden und damit zur Entwicklung einer Süßwasservorliebe kommt, im kalten Salzwasser auf. Das Verhalten des Aminosäurenspiegels unter diesen Bedingungen ist aus Zeile 8 der Tab. 1 zu entnehmen.

Wie aus den Werten für die Salzwasserformen hervorgeht, vermag das Salzwasser in Verbindung mit der niedrigen Temperatur die Wirkung des Thyroxins auf den Aminosäurenspiegel dieser Fische nahezu aufzuheben. Dennoch liegt der Aminosäurenspiegel teilweise erheblich niedriger als bei den Versuchen, in denen unter sonst gleichen Bedingungen kein Thyroxin verabreicht wurde. Besonders beeindruckend ist der niedrige Aminosäurenspiegel bei den Stichlingen der Süßwasserform. Während sich diese Fische im kalten Salzwasser als kaum lebensfähig erweisen, was auf ihren für Osmoregulationsaufgaben wenig geeigneten Aminosäurenspiegel zurückgeführt wurde, zeigen sie nach Verabreichung von Thyroxin im Salzwasser ein Verhalten, wie es den Stichlingen der Salzwasserformen zukommt.

d) nach Adaptation an Thioharnstoff

aa) bei 20° C

Nach BAGGERMAN (1957) ist der Thioharnstoff als Antagonist zum Thyroxin aufzufassen. Sie konnte zeigen, daß eine durch Thyroxin induzierte Süßwasservorliebe bei Stichlingen der Mischpopulation unter der Wirkung von Thioharnstoff bereits nach 3 Tagen in eine Salzwasservorliebe umschlägt. Sollte sich die dem Thyroxin entgegengesetzte Wirkung des Thioharnstoffs auch auf den Aminosäurenspiegel der Stichlinge erstrecken, dann wäre zu erwarten, daß der Aminosäurenspiegel dieser Fische mit einem starken Ansteigen reagiert.

Wie die Ergebnisse in Zeile 9 der Tab. 1 aber zeigen, ist das Gegenteil der Fall. Der Aminosäurenspiegel aller drei Formen fällt ab, am stärksten bemerkenswerterweise bei den Stichlingen der beiden Salzwasserformen.

bb) bei 4° C

Die im vorangehenden Versuch gemachte Erfahrung, daß die Thioharnstoff-Bedingung nicht, wie eigentlich erwartet worden war, den Aminosäurenspiegel ansteigen läßt, sondern eher zu dessen Absinken beitragt, findet sich auch in diesem Versuch bestätigt (Tab. 1, Zeile 10). Das normalerweise durch Absenken der Temperatur bewirkte Ansteigen des Aminosäurenspiegels kann hier nur bei den Stichlingen der Süßwasserform festgestellt werden. Der Aminosäurenspiegel bei den Stichlingen der beiden Salzwasserformen liegt niedriger als unter Süßwasser-Kälte-Bedingungen.

cc) bei 20° C und zusätzlicher Adaptation an Salzwasser

Ein ganz anderes Bild bietet sich, wenn die Thioharnstoffgabe mit der Salzwasser-Bedingung kombiniert wird (Tab. 1, Zeile 11). Man muß überrascht feststellen, daß die Stichlinge der Süßwasserform nicht in der Lage sind, diese Versuchsbedingung 7 Tage lang durchzustehen. Nach 4 Tagen nahm die Haut dieser Fische eine schwarze Farbe an. Das erinnert an die Reaktion dieser Stichlinge gegenüber kaltem Salzwasser. Bereits am Ende des 5. Versuchstages lebte kein Süßwasser-Stichling mehr. Zunächst wurde an eine Vergiftung der Fische durch Futter gedacht, aber die Wiederholung des Versuchs ergab den gleichen Sachverhalt. In einem dritten Versuch wurden die Fische dann bereits nach 4 Tagen aufbereitet.

Eine Erklärung für die unerwartete Reaktionsweise der Süßwasser-Stichlinge ergibt sich aus dem extrem hohen Anstieg des Aminosäurenspiegels und dem starken Austrocknungseffekt unter diesen Bedingungen. Nicht nur die äußerlichen Umstände, sondern auch die Ergebnisse der chemischen Analyse weisen demnach auf eine Parallele hin, zu den Versuchen mit kaltem Salzwasser. Im Gegensatz dazu gab es bei den Stichlingen der Salzwasserformen keine Ausfälle, außerdem behielten

sie ihre silbrige Farbe. Dennoch ist die Reaktion der beiden Salzwasserformen, wie aus den Ergebnissen hervorgeht, nicht einheitlich. Anders als bei den Stichlingen der trachurus-Form, deren Aminosäurenspiegel enorm ansteigt, wobei außerdem auch noch ein Austrocknungseffekt beobachtet wird, läßt sich bei den Stichlingen der semiarmatus-Form ein schwaches Absinken ihres Aminosäurenspiegels feststellen, wie dies für den Versuch mit Thioharnstoff ohne Salzgabe charakteristisch war. Diese offensichtliche Bevorteilung der Bastarde gegenüber ihren homozygoten Eltern kann als Heterosis gedeutet werden. Der Thioharnstoff zeigt demnach nur bei der trachurus- und leiurus-Form unter diesen Bedingungen eine Wirkung, wie sie von einem echten Thyreostatikum erwartet wurde.

2. Die Ergebnisse der Versuche unter Langtagbedingungen

Im Frühjahr beginnen die Stichlinge, aus dem Meer oder den großen Seen und Flußsystemen kommend, in die flachen Bäche aufzusteigen, um hier zu laichen. Zu dieser Zeit wird bei den Stichlingen eine besonders starke Aktivität der Hypophyse (BOCK, 1928) und der Schilddrüse (KOCH und HEUTS, 1942) beobachtet. Da, wie BAGGERMAN (1957) zeigen konnte, sowohl das wanderverhalten als auch das Erreichen der Geschlechtsreife bei diesen Fischen ausschließlich auf das Wirksamwerden der Langtagbedingungen zurückzuführen ist, muß angenommen werden, daß der physiologische Zustand der Stichlinge in diesem Lebensabschnitt im wesentlichen geprägt wird durch die Einwirkung des Thyroxins und der Geschlechtshormone auf das Gewebe der Tiere.

Zu den Experimenten unter Langtagbedingungen muß noch folgendes gesagt werden. Die Ausbildung des Hochzeitskleides beim geschlechtsreifen Männchen läßt in dieser Entwicklungsphase eine Trennung der Geschlechter zu. In orientierenden Vorversuchen zeigte sich indessen, daß hinsichtlich des

Aminosäurenspiegels keine geschlechtsbedingten Unterschiede bestehen. Es wurde darum auch bei den geschlechtsreifen Tieren von einer differenzierten Bearbeitung abgesehen. Diese Ergebnisse lassen es darüberhinaus sehr wahrscheinlich erscheinen, daß auch die jüngeren in den sekundären Geschlechtsmerkmalen so gut wie nicht differenzierten Tiere keine geschlechtsspezifischen Unterschiede im Aminosäurenspiegel besitzen bzw. besessen haben.

a) nach Adaptation an Süßwasser

aa) bei 20° C

Die Ergebnisse dieses Versuchs sollten Aufschluß geben darüber, wie sich der physiologische Zustand der Stichlinge zur Zeit der Geschlechtsreife im Gehalt an freien Aminosäuren im Gewebe widerspiegelt. KOCH und HEUTS (1942) stellten bei geschlechtsreifen Stichlingen im Süßwasser dieselbe Abnahme des Chloridspiegels und des osmotischen Drucks des Blutes fest wie nach Thyroxingaben.

Auch die vorliegenden Ergebnisse lassen eine Parallele erkennen zu den Versuchen mit Thyroxin (Tab. 2, Zeile 1). Zusätzlich fällt auf, daß nunmehr auch der Aminosäurenspiegel der leiurus-Tiere abgefallen ist. Ein solches Ergebnis konnte unter Kurztagbedingungen nur dann erzielt werden, wenn bei Thyroxingabe gleichzeitig die Temperatur gesenkt wurde. Bemerkenswert ist außerdem, daß es nirgends zu einem Austrocknungseffekt kommt.

bb) Kontrollversuch unter Kurztagbedingungen

Zur Sicherung der Ergebnisse des vorangehenden Versuchs mußten Kontrollfische unter Kurztagbedingungen gehalten werden. Sie wurden gleichzeitig mit den Fischen des soeben angeführten Versuchs aufgearbeitet.

Wie die Ergebnisse zeigen (Tab. 1, Zeile 12), liegt der Aminosäurenspiegel bei allen drei Formen etwas tiefer. Dadurch werden aber die Ergebnisse des Hauptversuchs nicht wesentlich beeinträchtigt. Ein altersbedingtes Absinken des artspezifischen Aminosäurenspiegels wurde bereits von ANDERS und Mitarb. (1961, 1962 a) beobachtet. Um den dadurch verursachten Fehler zu eliminieren und die unter Langtagbedingungen erzielten Ergebnisse einer besseren Interpretation zugänglich zu machen, wurden die Absolutwerte des Versuchs mit Süßwasser bei 20° C wieder als Bezugsgrößen gewählt und gleich 1oo gesetzt.

cc) bei 4° C

Eine Temperaturerniedrigung führte bisher stets zu einer Erhöhung des Aminosäurenspiegels, wenn man von der Tatsache absieht, daß bei Stichlingen der Süßwasserform durch tiefe Temperaturen eine Sensibilisierung der Gewebe für die Wirkung des Thyroxins eintritt, was hier ein Absinken des Aminosäurenspiegels zur Folge hat. Diese Tendenz findet man bei den an geschlechtsreifen Stichlingen gewonnenen Ergebnissen nur für die Stichlinge der Süßwasserform bestätigt, nicht aber für die Stichlinge der beiden Salzwasserformen, wo nach Erniedrigung der Temperatur gleichfalls ein Absinken des Aminosäurenspiegels festgestellt werden kann (Tab. 2, Zeile 2). Nach dem, was sich bisher über die Beziehung zwischen Aminosäurenspiegel und Stoffwechselintensität sagen läßt - eine Präzisierung bleibt den Atmungsversuchen vorbehalten - müßte im vorliegenden Fall von einem aktivierenden Einfluß der Kälte gesprochen werden. Es fällt aber auf, daß mit dem Absinken des Aminosäurenspiegels eine starke Wasseraufnahme des Gewebes verbunden ist, was möglicherweise schon ausreicht, diesen Sachverhalt zu erklären. Die Ergebnisse für die Stichlinge der Süßwasserform lassen noch weitergehende Rückschlüsse zu. So kann festgestellt werden, daß eine zusätzliche Sensibilisierung des Gewebes für die Wirkung des im Blut dieser Fische vermuteten Thyroxins durch Erniedrigung der Temperatur nicht mehr stattfindet.

b) nach Adaptation an Salzwasser

aa) bei 20° C

In der bereits angeführten Arbeit von KOCH und HEUTS (1942) heißt es, daß geschlechtsreife, wenig beschilderte Stichlinge sich nicht an Salzwasser adaptieren lassen, sondern aufgrund mangelnden Osmoregulationsvermögens an einem zu hohen Chloridspiegel sterben. Wie aus der 1943 von denselben Autoren veröffentlichten Untersuchung hervorgeht, ist dieses verblüffende Ergebnis auf den besonderen physiologischen Zustand dieser Tiere zur Zeit der Geschlechtsreife zurückzuführen, der eine verminderte Fähigkeit zu osmoregulieren einschließt. Das Osmoregulationsvermögen der Stichlinge zeigte sich bei den wenig beschilderten Stichlingen am stärksten geschwächt. KOCH und HEUTS (1942) verglichen diese Ergebnisse mit jenen Ergebnissen, die sie an Stichlingen erzielt hatten, die unter Kurztagbedingungen gehalten, an Salzwasser adaptiert und mit thyroxinhaltiger Nahrung gefüttert worden waren, und wiesen auf ihre Ähnlichkeit hin: In beiden Versuchen starben die Stichlinge. Aus diesem Sachverhalt folgerten sie, daß mit sehr großer Wahrscheinlichkeit das Thyroxin für das Osmoregulationsvermögen der Stichlinge verantwortlich ist. Zwar starben in den hier referierten Versuchen keine Stichlinge unter den Bedingungen wie KOCH und HEUTS (1942) sie schildern, dennoch lassen die vorliegenden Versuchsergebnisse dieselbe Schlußfolgerung zu.

Bei der Betrachtung der Ergebnisse in Zeile 5 der Tab. 2 fällt auf, daß nunmehr auch die Stichlinge der beiden Salzwasserformen auf Salzwasser reagieren, indem sie ihren Aminosäurenspiegel anheben! Bei den Stichlingen der Süßwasserform war aufgrund der bisher gemachten Erfahrungen bereits mit dem auch hier beobachteten Ansteigen ihres Aminosäurenspiegels gerechnet worden.

Es soll nun im Sinne von KOCH und HEUTS (1942) ein Vergleich vorgenommen werden zwischen den Werten dieses Versuchs und den Ergebnissen jenes Versuchs, bei dem an Salzwasser adaptierte Stichlinge bei einer Photoperiode von 8 Stunden Thyroxin-Bedingungen ausgesetzt worden waren. Dazu müssen die Absolutwerte der Aminosäurenkonzentration herangezogen werden (Tab. 1, Zeile 7 und Tab. 2, Zeile 5). Wenn man zunächst die auf das Frischgewicht bezogenen Werte betrachtet, kann man die überraschende Feststellung machen, daß wenigstens bei der semiarmatus- und der leiurus-Form nahezu keine Unterschiede in den Ergebnissen vorliegen. Dies ist umso bemerkenswerter, da diese Werte unter völlig unterschiedlichen Bedingungen zustande gekommen sind. Dieses Ergebnis legt darum die Vermutung nahe, daß das Thyroxin nicht nur das Osmoregulationsvermögen kontrolliert, was bereits KOCH und HEUTS (1942) festgestellt hatten, sondern daß es darüber hinaus auch Einfluß nimmt auf die Ausbildung des formspezifischen Aminosäurenspiegels dieser Fische. Wenn man nun die Werte, bezogen auf das Trockengewicht vergleicht, kann man eine solche Feststellung nicht treffen. Diese Tatsache muß auf den unterschiedlichen Wassergehalt der Gewebe zurückgeführt werden. Der Wassergehalt der Gewebe, der unter Langtagbedingungen stark ansteigt, wird nicht allein durch das Thyroxin, sondern sehr wahrscheinlich auch durch die Geschlechtshormone mitbestimmt (FONTAINE, 1956).

bb) während der Adaptation an Salzwasser

In Vorversuchen wurden für die einzelnen Formen des dreistachligen Stichlings unter Langtagbedingungen Kurven aufgestellt, die eine Abhangigkeit des Aminosäurenspiegels von der täglichen Erhöhung der Salinität des Versuchsmediums zeigen (Abb. 6). Obwohl diese Diagramme nur auf wenigen Messungen basieren, sind sie jedoch, wie die bisher vorliegenden Ergebnisse bestätigen, so charakteristisch für die einzelnen Formen des dreistachligen Stichlings, daß eine

Wiedergabe dieser Ergebnisse gerechtfertigt erscheint. Die am 1. Tag bei 5 °/oo gemessenen Werte wurden als Bezugsgrößen gewählt und gleich 1oo gesetzt. Das Besondere an diesen Diagrammen ist die Tatsache, daß nur bei den Stichlingen der Süßwasserform ein Überschneiden von Trocken- und Frischgewichtskurve zu beobachten ist. Dieser Feststellung läßt sich entnehmen, daß es zunächst zu einem Austrocknungseffekt kommt, der aber anschließend durch die Erhöhung des Wassergehalts der Gewebe wieder kompensiert, wenn nicht gar überkompensiert, werden kann. Ein solches Verhalten des Aminosäurenspiegels ist bei den Stichlingen der beiden Salzwasserformen nicht zu beobachten. Bei diesen Fischen liegen die Trockengewichtskurven stets sehr weit über den Frischgewichtskurven.

c) nach Adaptation an Thyroxin bei 20° C

Aus den bisherigen Ergebnissen der Versuche mit Thyroxin ging hervor, daß die Sensitivität der Gewebe gegenüber der Wirkung des Thyroxins von entscheidender Bedeutung ist. Es konnte aber keine Aussage gemacht werden darüber, inwieweit die Menge des im Blut der Tiere kreisenden Thyroxins das Verhalten des Aminosäurenspiegels mitbestimmt. Da vermutet werden kann, daß zur Zeit der Geschlechtsreife bei den Stichlingen neben einer erhöhten Sensitivität der Gewebe gegenüber Thyroxin auch eine größere Konzentration dieses Hormons im Blut der Fische vorhanden ist, bietet sich hier die Möglichkeit an, durch Verabreichung von weiteren Thyroxingaben eine Antwort auf die soeben erörterte Frage zu geben.

Wie aus dem Absinken des Aminosäurenspiegels bei den Stichlingen der beiden Salzwasserformen hervorgeht (Tab. 2, Zeile 4), besitzen die Gewebe dieser Fische offenbar auch jetzt noch die Fähigkeit, auf Thyroxin zu reagieren. Bei den Stichlingen der Süßwasserform läßt sich dies nicht fest-

stellen. Der Aminosäurenspiegel dieser Fische zeigt kaum eine Reaktion. Bemerkenswert ist fernerhin, daß unter diesen Bedingungen bei keiner Form ein Austrocknungseffekt zu beobachten ist.

d) nach Adaptation an Thioharnstoff bei 20° C

BAGGERMAN (1957) konnte die unter Langtagbedingungen erworbene Süßwasservorliebe von Stichlingen der Mischpopulation mit Hilfe von Thioharnstoff innerhalb von 3 Tagen in eine solche für Salzwasser umwandeln. Dieses Ergebnis unterstrich den nach ihrer Meinung antagonistischen Charakter des Thioharnstoffs gegenüber der Wirkung des Thyroxins.

Die eigenen Ergebnisse (Tab. 2, Zeile 5) liefern indessen erneut keinen Hinweis dafür, daß sich ein solcher Antagonismus auch auf der Ebene des Aminosäurenspiegels abspielt. Aus dem starken Absinken desselben spricht eher eine geradezu entgegengesetzte Reaktionsweise.

## 3. Zusammenfassung der wesentlichsten Ergebnisse der Versuche zur Reaktionsweise des Aminosäurenspiegels der Stichlinge

Eine kurze Zusammenfassung der wesentlichsten Ergebnisse der bisherigen Untersuchungen soll den Schluß dieses Abschnitts bilden. Eine Interpretation dieser Ergebnisse erfolgt erst im Zusammenhang mit den Ergebnissen der Sauerstoffmessungen in der Diskussion.

1. Die Bestimmung des Aminosäurenspiegels leistet ausgezeichnete Dienste bei der Analyse des Osmoregulationsgeschehens.
2. Im Verhalten des Aminosäurenspiegels der beiden Salzwasserformen bestehen so gut wie keine Unterschiede. Die nur in wenigen Fällen vorkommenden Unterschiede

beruhen vermutlich auf Heterosis seitens der semiarmatus-Form.

3. Die Salzwasserformen können aufgrund der spezifischen Beschaffenheit ihres Aminosäurenspiegels und dessen Reaktionsweise den Stichlingen der Süßwasserform gegenübergestellt werden, deren Aminosäurenspiegel gleichfalls in Höhe und Reaktionsweise formspezifisch ist.

4. Die Stichlinge der beiden Salzwasserformen osmoregulieren primär nicht über den Aminosäurenspiegel. Sie bedienen sich dieser Methode nur zur Zeit der Geschlechtsreife. Die Osmoregulation der Stichlinge der Süßwasserform erfolgt stets über Inanspruchnahme des Aminosäurenspiegels. Im kalten Salzwasser ist dieser Osmoregulationsmechanismus unzureichend. Thyroxin vermag hier ausgleichend zu wirken.

5. Thyroxin senkt den Aminosäurenspiegel und den Wassergehalt der Gewebe.

6. Die Empfindlichkeit der Gewebe gegenüber Thyroxin, die in der Reaktion des formspezifischen Aminosäurenspiegels zum Ausdruck kommt, ist bei den Stichlingen der beiden Salzwasserformen größer als bei denen der Süßwasserform.

7. Der Thyroxinspiegel nimmt direkten Einfluß auf die Höhe des formspezifischen Aminosäurenspiegels der Stichlinge und damit auch auf das osmoregulatorische Verhalten dieser Fische.

8. Thioharnstoff erweist sich unter den hier zur Anwendung kommenden Bedingungen in seiner Wirkung auf den Aminosäurenspiegel nicht als Thyreostatikum. Im Gegenteil, die Verabreichung von Thioharnstoff beeinflußt das Verhalten des Aminosaurenspiegels im gleichen Sinne wie Thyroxin.

II. Das Verhalten der Stichlinge in extrem kaltem Salzwasser

Es wurden jeweils 10 Stichlinge der trachurus-, semiarmatus- und leiurus-Form auf ihre Resistenz gegenüber extrem kaltem Salzwasser geprüft. Die Temperatur des Salzwassers wurde zu diesem Zweck im Versuchsbecken innerhalb von 7 Tagen von 20° C auf 1° C gesenkt. Das Ergebnis war eindeutig. Die Stichlinge der Salzwasserformen überstanden diese Versuchsbedingungen, ohne ihre normale silbrige Farbe zu verlieren und ohne etwas von ihrer Reaktionsschnelligkeit einzubüßen. Die Stichlinge der leiurus-Form hingegen zeigten sich in diesem Milieu kaum lebensfähig. Von den 10 Fischen starben insgesamt 7, und zwar alle in einem Temperaturbereich zwischen 3,5 und 2,5° C. Die 3 überlebenden leiurus-Stichlinge hatten sich mittlerweile vollkommen schwarz gefärbt, zeigten sich reaktionsträge und besaßen nur noch Flossenstummel, die von den Rändern her ständig weiter abfaulten. Um weitere Aufschlüsse über den physiologischen Zustand der Stichlinge unter diesen Bedingungen zu erhalten, wurde das kalte Salzwasser mit gebrochenem Eis überschichtet, so daß durch Einsetzen des Tauvorganges ein Salzgradient zur Ausbildung kam. Es konnte nun beobachtet werden, wie die leiurus-Stichlinge, dem Salzgradienten nach oben folgend, sich ins kalte Süßwasser begaben, was offensichtlich als Flucht aus dem kalten Salzwasser zu werten war. Bei den Stichlingen der beiden Salzwasserformen war ein solches Verhalten dagegen niemals festzustellen. Diese außerordentlich wichtigen Beobachtungen werden in der Diskussion noch näher erörtert.

III. Der Sauerstoffverbrauch der drei Formen des dreistachligen Stichlings

Von den drei Formen des dreistachligen Stichlings Gasterosteus aculeatus ist bisher nur die Süßwasserform auf ihren Sauerstoffverbrauch hin untersucht worden (GRAETZ, 1931). Allein

diese Tatsache bietet Grund genug, sich intensiv dem Problem der Atmung dieser Fische zuzuwenden. Aber in den hier anstehenden Versuchen geht es um mehr. Es liegt nicht nur im Interesse dieser Arbeit, herauszufinden, ob bei den drei Formen des dreistachligen Stichlings unter vergleichbaren Bedingungen tatsächlich Unterschiede im Sauerstoffverbrauch erkennbar sind, sondern es soll darüberhinaus versucht werden, mit Hilfe der Messungen zur Bestimmung des Sauerstoffverbrauchs Aufschluß zu erhalten über die Plastizität des Stoffwechselgeschehens bei den einzelnen Stichlingsformen unter den jeweiligen bereits beschriebenen Belastungsbedingungen.

Von den Ergebnissen wird erhofft, daß sie Rückschlüsse zulassen auf das unterschiedliche osmoregulatorische Verhalten der drei Formen des dreistachligen Stichlings und ihre verschiedenartige Sensitivität gegenüber Thyroxin, was mithelfen könnte, die Verbreitung und das Wanderverhalten dieser Fische zu erklären. Die Untersuchungen erfüllen nebenher den Zweck, nach Beziehungen zu suchen zwischen dem Aminosäurenspiegel und dem Stoffwechselgeschehen, um damit die Funktion des "Spiegels an freien Aminosäuren" einer genaueren Definition zugänglich zu machen.

1. Die Ergebnisse der Versuche unter Kurztagbedingungen

a) nach Adaptation an Süßwasser

aa) bei 20° C

Bei der Bestimmung des Aminosäurenspiegels unter diesen den Zuchtverhältnissen entsprechenden Bedingungen ergaben sich Werte, die zu der Feststellung berechtigten, daß es zur Ausbildung eines formspezifischen Aminosäurenspiegels gekommen war. Außerdem hatte sich in den Ergebnissen bereits eine Ähnlichkeit im physiologischen Verhalten der beiden

Salzwasserformen abgezeichnet. Es erhebt sich nun die Frage, ob diese Tendenzen auch in den Ergebnissen der Atmungsversuche zum Ausdruck kommen.

Die Antwort darauf fällt nicht eindeutig aus (Tab. 3, Zeile 1). Die insgesamt 6 x 3 Messungen pro Ergebnis reichen für eine gute Sicherung der so nahe beieinander liegenden Werte nicht aus. Dazu soll folgende Anmerkung gemacht werden. Die Messung von Atmungsgrößen bei Fischen ist stets mit Schwierigkeiten verbunden. Die Ursachen dafür sind darin zu suchen, daß die Fische in ihrer natürlichen Lebensweise gestört werden. Ein normales Umherschwimmen ist in einer engen Glasröhre nicht möglich. Der Mangel an Bewegungsfreiheit stört die Fische und führt oft zu abrupten, anomalen Schwimmbewegungen. Daraus wird verständlich, daß unter diesen Umständen große Streuungen bei den Meßwerten zustandekommen, die sich wie in diesem Fall, wo die Werte so eng beieinander liegen, besonders nachteilig bemerkbar machen. Dennoch kann festgestellt werden, daß die etwas kleineren Stichlinge der Süßwasserform mit dem hohen Wassergehalt der Gewebe auch den höchsten Sauerstoffverbrauch besitzen, was den allgemeinen physiologischen Regeln nach auch zu erwarten war.

Um die nun noch folgenden Meßwerte übersichtlicher, d.h. leichter interpretierbar zu machen, wurden die Werte dieses ersten Versuchs als Bezugsgrößen gewählt und gleich 1oo gesetzt.

bb) bei $4^{\circ}$ C

Die Erniedrigung der Temperatur führte bei allen drei Formen des Stichlings zu einem Ansteigen des Aminosäurenspiegels, wobei derjenige der leiurus-Form die geringste Änderung aufwies.

Bei den Messungen zur Bestimmung des Sauerstoffverbrauchs

bietet sich das gleiche Bild (Tab. 3, Zeile 2). Nur kommt es hier zu einem Absinken des Sauerstoffverbrauchs, bei dem die leiurus-Form wiederum die schwächste Reaktion zeigt. Man kann dieses Ergebnis auch so interpretieren, daß die Stichlinge der leiurus-Form mehr Sauerstoff benötigen, um unter diesen Bedingungen einen normalen Stoffwechsel aufrechterhalten zu können. Dagegen kommen die Stichlinge der beiden Salzwasserformen, denen hier wieder eine Ähnlichkeit in ihrem physiologischen Verhalten bestätigt werden kann, offenbar mit weniger Sauerstoff aus.

Die Erniedrigung der Außentemperatur ist bei poikilothermen Tieren stets mit einer Verminderung ihrer Aktivität verbunden, wodurch sich ganz zwanglos eine Abnahme des Sauerstoffverbrauchs ergibt, die letztlich auf einer Verlangsamung der Oxydationsvorgänge in den Geweben zurückzuführen ist. Daß eine solche Abnahme des Sauerstoffverbrauchs bei allen drei Formen korreliert ist mit einem Ansteigen des Aminosäurenspiegels, deutet darauf hin, daß der Aminosäurenspiegel möglicherweise im Zusammenhang steht mit den energetischen Vorgängen im Gewebe.

b) nach Adaptation an Salzwasser

aa) bei 20° C

Was an den Ergebnissen dieses Versuchs auffällt (Tab. 3, Zeile 3), ist weniger die Tatsache, daß der im vorangegangenen Versuch festgestellte Zusammenhang zwischen dem Sauerstoffverbrauch und dem Aminosäurenspiegel sich auch hier wieder angedeutet findet, sondern der unerwartet hohe Anstieg des Sauerstoffverbrauchs bei den Stichlingen der beiden Salzwasserformen. Wenn man bedenkt, daß das Salzwasser bei dieser Temperatur etwa 1/5 weniger Sauerstoff enthält als das Süßwasser (KINNE und KINNE, 1962), vermag diese Feststellung noch mehr zu beeindrucken.

Während die Stichlinge der Süßwasserform unter Salzwasserbedingungen durch einen stark angestiegenen Aminosäurenspiegel überraschen konnten, gelingt dies, wie man sieht, den Stichlingen der beiden Salzwasserformen durch eine ungewöhnlich große Zunahme des Sauerstoffverbrauchs. Diese Ergebnisse legen den Schluß nahe, daß der Mechanismus der Osmoregulation bei den Stichlingen der beiden Salzwasserformen überwiegend auf einem ionischen Gleichgewicht beruht, das durch einen energieverbrauchenden aktiven Transport gewährleistet wird. Bei den Stichlingen der Süßwasserform liegt diesem Mechanismus möglicherweise ein rein osmotisches Gleichgewicht zugrunde, das u.a. durch ein mehr oder weniger passives "Gegenpuffern" mit Hilfe von Aminosäuren aufrechterhalten werden kann. Aufgrund der bereits angeführten Beobachtungen von KOCH und HEUTS (1942, 1943) und HEUTS (1945) muß angenommen werden, daß die Wirkung beider Mechanismen gegen die ins Blut diffundierenden Chloridionen gerichtet ist.

bb) bei $4^{\circ}$ C

Wird die Temperatur des Salzwassers gesenkt, so ist bei allen drei Formen parallel zum Ansteigen des Aminosäurenspiegels ein Absinken des Sauerstoffverbrauchs festzustellen (Tab. 3, Zeile 4). Bei einem Vergleich dieser Werte mit jenen, die bei $4^{\circ}$ C unter Süßwasser-Bedingungen erzielt wurden, fällt auf, daß der Sauerstoffverbrauch der beiden Salzwasserformen im kalten Salzwasser höher liegt, während der entsprechende Wert der Süßwasserform den im kalten Süßwasser festgestellten Wert unterschreitet. Der Grund für die so auffallend geringe Sauerstoffaufnahme der Stichlinge der Süßwasserform im kalten Salzwasser kann durch eine Schädigung der Kiemen mitverursacht worden sein. Diese Vermutung liegt nahe, nachdem, wie bereits geschildert, unter diesen Bedingungen eine Schädigung der Flossen beobachtet werden konnte. Ansonsten stimmen diese Ergebnisse gut überein mit der im Anschluß an den vorangehenden Versuch aufgestellten Theorie über das jeweilige Osmoregulationsverhalten der drei Formen des dreistachligen Stichlings.

c) nach Adaptation an Thyroxin bei 20° C

Die an sich verblüffende Empfindlichkeit der Stichlinge der beiden Salzwasserformen gegenüber Thyroxin, die sich in einem starken Absinken des Aminosäurenspiegels äußerte, kommt in diesem Versuch durch ein ebenso starkes Ansteigen des Sauerstoffverbrauchs zum Ausdruck (Tab. 3, Zeile 5). Bemerkenswert ist weiterhin, daß die Stichlinge der Süßwasserform, obwohl unter diesen Bedingungen kaum eine Reaktion ihres Aminosäurenspiegels festzustellen war, ebenfalls einen Anstieg im Sauerstoffverbrauch aufweisen, der jedoch weit hinter dem der Stichlinge der beiden Salzwasserformen zurückbleibt. Diese Tatsache stellt scheinbar die auf Grund der bisherigen Ergebnisse postulierte Korrelation zwischen den energieliefernden Prozessen und der Höhe des Aminosäurenspiegels in Frage. Jedoch sollte das letzte Ergebnis in dieser Beziehung nicht überbewertet werden. Es stellt praktisch eine Ausnahme dar, die sich als solche zudem bei Fischen ergab, die dem Thyroxin gegenüber ganz allgemein, wie bereits geschildert, ein sehr eigenartiges Verhalten zeigen.

d) nach Adaptation an Thioharnstoff bei 20° C

Eine Bestimmung des Sauerstoffverbrauchs in mit Thioharnstoff versetztem Wasser war aufgrund der reduzierenden Eigenschaften dieser Substanz nicht möglich. Die Fische wurden deshalb nach Entnahme aus dem Thioharnstoffbad im Süßwasser auf ihren Sauerstoffverbrauch hin untersucht. Das Ergebnis zeigt für alle drei Formen einen erhöhten Sauerstoffverbrauch an (Tab. 3, Zeile 6). Trotz der sehr guten Übereinstimmung mit dem Verhalten des Aminosäurenspiegels, der unter diesen Bedingungen abgesunken war, soll dieses Ergebnis dennoch mit Skepsis betrachtet werden, da durch das Umsetzen in ein anderes Milieu eine Streßreaktion ausgelöst worden sein kann, die möglicherweise das Ergebnis stark beeinflußt hat.

2. Die Ergebnisse der Versuche unter Langtagbedingungen

a) nach Adaptation an Süßwasser bei 20° C

Der Aminosäurenspiegel aller drei Formen des dreistachligen Stichlings war unter Langtagbedingungen abgesunken. Dabei hatte sich ein Vergleich aufgedrängt, mit den Ergebnissen der Versuche nach Adaptation an Thyroxin. Genau das gleiche trifft nun auf die Atmungsversuche zu. Dem starken Absinken des Aminosäurenspiegels entsprechend, wird hier ein starkes Ansteigen des Sauerstoffverbrauchs festgestellt (Tab. 4, Zeile 1).

Die Absolutwerte dieser Messungen wurden wieder als Bezugsgrößen gewählt und gleich 1oo gesetzt.

b) nach Adaptation an Salzwasser bei 20° C

Um unter solchen Bedingungen ausreichend osmoregulieren zu können, müssen sich auch die Stichlinge der beiden Salzwasserformen, wie aus dem Ansteigen ihres jeweiligen Aminosäurenspiegels hervorgeht, zusätzlich des mehr oder weniger passiv reagierenden Mechanismus der Stichlinge der Süßwasserform bedienen. Von den Bestimmungen des Sauerstoffverbrauchs konnte erwartet werden, daß sie wichtige Hinweise liefern würden, zum besseren Verständnis dieses erstmals aufgezeigten Osmoregulationsverhaltens der beiden Salzwasserformen.

Den Ergebnissen dieser Messungen (Tab. 4, Zeile 2) läßt sich zunächst einmal entnehmen, daß die Korrelation zwischen Aminosäurenspiegel und Sauerstoffverbrauch gewahrt bleibt. Ein Ansteigen des Aminosäurenspiegels ist mit einem Absinken des Sauerstoffverbrauchs verbunden. Die Stichlinge der Süßwasserform sind jeweils am stärksten davon betroffen. Weiterhin ist zu erkennen, daß die Stichlinge der beiden

Salzwasserformen unter Langtagbedingungen dem Salzwasser weniger Sauerstoff entnehmen als unter Kurztagbedingungen. Das deutet darauf hin, daß ein energieverbrauchender aktiver Transport nicht mehr in vollem Umfang durchgeführt wird, was wohl weniger auf ein "Nicht-bedürfen" als vielmehr auf ein "Nicht-vermögen" zurückzuführen ist. Die Zuhilfenahme der energiesparenden Methode der passiven Osmoregulation wird dadurch verständlich. Bei den Stichlingen der Süßwasserform ist der Sauerstoffverbrauch im Salzwasser unter Langtagbedingungen nahezu identisch mit dem unter Kurztagbedingungen. Diese Tatsache kann als neuerliche Bestätigung für das überwiegend passive Osmoregulationsverhalten der Stichlinge der Süßwasserform gewertet werden.

c) in Abhängigkeit von der Zeit

Die Ergebnisse der unter a) und b) beschriebenen Versuche geben, wie alle Bestimmungen des Sauerstoffverbrauchs, Mittelwerte von jeweils 3 Messungen wieder. Bei jenen Versuchen wurden jedoch ausnahmsweise nicht nur 3, sondern insgesamt 8 Messungen durchgeführt. Auf diese Weise ließen sich Kurvendiagramme aufstellen, die den Sauerstoffverbrauch der drei Stichlingsformen in Abhängigkeit von der Zeit angeben (Abb. 7). Diese Kurvendiagramme sollen dazu beitragen, die bisher aufgedeckten Unterschiede im Sauerstoffverbrauch der drei Formen zu bestätigen.

Beim Betrachten der unter Süßwasser-Bedingungen gefundenen Werte fällt auf, daß sich eng beieinander liegende Kurven ergeben, die zudem bei allen drei Formen einen gleichartigen Verlauf nehmen. So kann bei der dritten und siebten Messung jeweils ein Minimum festgestellt werden, mit einem dazwischen liegenden Maximum. Unter Salzwasser-Bedingungen bietet sich jedoch ein differenzierteres Bild. Zunächst ist zu erkennen, daß sich die gesamte Lage der Kurven zueinander verändert hat. Während die Kurven der beiden Salzwasserformen

ihre unter Süßwasser-Bedingungen zustandegekommenen Kurven jeweils an zwei Stellen schneiden, sinken die Kurvenwerte bei der Süßwasserform im Gegensatz dazu so stark ab, daß ein Überschneiden der beiden Kurven der Süßwasserform unmöglich wird. Dieser starke Abfall weist darauf hin, daß den Stichlingen der Süßwasserform ein Mechanismus fehlt, der diesen Fischen eine ausreichende Sauerstoffaufnahme im Salzwasser gestattet. Dieser Unterschied zu den Stichlingen der beiden Salzwasserformen spiegelt sich auch in der Gestalt der Kurven wider. Während sich für die beiden Salzwasserformen glockenförmig gewölbte Kurven ergeben, nimmt die Kurve der Süßwasserform einen Verlauf, der demjenigen der unter Süßwasser-Bedingungen gewonnenen Kurve sehr ähnlich ist. Auch darin kommt wieder zum Ausdruck, daß in der leiurus-Form Fische vereinigt sind, deren physiologische Verfassung auf eine speziell an Süßwasser-Bedingungen angepaßte Lebensweise ausgerichtet ist.

## 5. Zusammenfassung der wesentlichsten Ergebnisse der Versuche zur Regulation des Sauerstoffverbrauchs der Stichlinge

Wie im Kapitel I sollen auch hier wiederum die wesentlichsten Ergebnisse kurz zusammengefaßt werden.

1. Die Messungen zur Bestimmung des Sauerstoffverbrauchs der drei Formen des dreistachligen Stichlings vermögen die Ergebnisse der Messungen des Aminosäurenspiegels der drei Formen in allen wesentlichen Punkten zu ergänzen und zu erklären.

2. Die Stichlinge der beiden Salzwasserformen zeigen im Salzwasser im Gegensatz zu den Stichlingen der Süßwasserform einen sehr viel höheren Sauerstoffverbrauch als im Süßwasser.

3. Der Sauerstoffverbrauch der Stichlinge der beiden Salzwasserformen ist im Salzwasser unter Kurztagbedingungen größer als unter Langtagbedingungen.

4. Durch Thyroxingabe wird der Sauerstoffverbrauch der Stichlinge der beiden Salzwasserformen stärker gefördert als der der Stichlinge der Süßwasserform.

5. Die "Plastizität" des Sauerstoffverbrauchs und damit auch des Stoffwechselgeschehens der drei Formen des dreistachligen Stichlings ist, wenn man die höchsten und niedrigsten Werte des Sauerstoffverbrauchs vergleicht, bei den Stichlingen der beiden Salzwasserformen größer als bei den Stichlingen der Süßwasserform.

6. Es läßt sich ein Zusammenhang feststellen zwischen der Höhe des Sauerstoffverbrauchs und der Höhe des Aminosäurenspiegels: ein hoher Sauerstoffverbrauch ist korreliert mit einem niedrigen Aminosäurenspiegel, und ein niedriger Sauerstoffverbrauch mit einem hohen Aminosäurenspiegel.

7. Es gibt Hinweise dafür, daß Thioharnstoff unter den hier zur Anwendung kommenden Bedingungen den Sauerstoffverbrauch der Stichlinge erhöht. Eine solche Tatsache würde wiederum nicht für eine direkte thyreostatische Wirkung dieser Substanz sprechen.

## IV. Das Erreichen der Geschlechtsreife bei den drei Formen des dreistachligen Stichlings

Es sollte untersucht werden, ob bei den drei Formen des dreistachligen Stichlings Unterschiede vorkommen im Zeitpunkt des Geschlechtsreifwerdens. Außerdem war zu prüfen, ob und inwieweit dieser Zeitpunkt durch die zur Anwendung gekommenen "Belastungsmomente" beeinflußt werden kann. Für diese Versuche boten sich die Stichlinge an, die den Atmungsversuchen unterworfen worden waren. Sie wurden jeweils im Anschluß an die letzte Atmungsmessung sofort Langtagbedingungen ausgesetzt. Die Aquarien wurden mindestens 2 mal täglich auf geschlechtsreife Fische hin überprüft. Sobald ein Stichlingsmännchen mit dem Nestbau begann, wurde

es als geschlechtsreif angesehen (van IERSEL, 1953). Ein Stichlingsweibchen galt dann als geschlechtsreif, wenn es auf den Hochzeitstanz eines Männchens durch Heben des Vorderkörpers und Emporkrümmen des Schwanzes reagierte (TINBERGEN, 1951; REISMAN und CADE, 1967). Die geschlechtsreifen Fische wurden der Übersichtlichkeit wegen sofort aus den Aquarien entfernt.

Die Ergebnisse dieser Versuche sind in Abb. 8 zusammengefaßt. Ihr ist zu entnehmen, daß die Stichlinge der beiden Salzwasserformen gleichzeitig und zudem etwa einen Monat früher geschlechtsreif werden als die Stichlinge der Süßwasserform. Das läßt auf die Existenz einer zeitlichen Bastardierungsschranke schließen. Außerdem geht aus den Ergebnissen hervor, daß Thyroxin die Gonadenreifung zu fördern vermag. Diese Beobachtung läßt sich speziell bei den Stichlingen der Süßwasserform machen. Dem Thyroxin kommt offensichtlich auch bei der Gonadenreifung eine große Bedeutung zu. Aufgrund dieser Tatsache kann vermutet werden, daß die Stichlinge der beiden Salzwasserformen über einen hohen Thyroxinspiegel verfügen, der sie schneller zur Geschlechtsreife führt als die Stichlinge der Süßwasserform, deren Thyroxinspiegel möglicherweise viel niedriger liegt. Weiterhin läßt sich feststellen, daß auch der Faktor "Kälte" die Gonadenreifung positiv zu beeinflussen vermag. Wie aus der geringen Streuung der Werte hervorgeht, trägt er außerdem zu einer Synchronisierung der Geschlechtsreife bei. Aus den Ergebnissen für die Versuche mit Thioharnstoff muß gefolgert werden, daß dieser Stoff die Geschlechtsreife verzögert oder sogar verhindert. Zwei trachurus-Stichlinge hatten nach drei Monaten, als der Versuch abgebrochen wurde, immer noch nicht die Geschlechtsreife erlangt.

## D. DISKUSSION

### I. Vorbemerkung

Die vorliegenden Untersuchungen haben deutlich werden lassen, daß die physiologische Analyse der drei Formen des dreistachligen Stichlings Gasterosteus aculeatus letztlich ein Problem der Osmoregulation und ihrer endokrinen Kontrolle darstellt. Zu diesem Problemkreis ist besonders in den beiden letzten Jahrzehnten eine kaum noch überschaubare Fülle von Fakten veröffentlicht worden. Die zusammenfassenden Darstellungen zum Osmoregulationsproblem von HOAR, 1951; BLACK, 1951, 1957; FONTAINE 1956; BEADLE 1957; PICKFORD und ATZ, 1957; POTTS und PARRY, 1964 und MAETZ, 1968 legen ein beredtes Zeugnis davon ab. Wie aus diesen Übersichten hervorgeht, bestehen noch sehr viele Unklarheiten und Widersprüche auf diesem Gebiet. Die Ursachen dafür liegen nicht allein in der bei wasserlebenden Organismen schwierigen Untersuchungstechnik, sondern auch in der Tatsache begründet, daß die Beobachtungen oft einen zu speziellen Charakter besitzen und sich auf eine zu große Anzahl von Organismen verteilen. Eine Gegenüberstellung solcher Daten trägt notwendigerweise nicht dazu bei, das Auffinden von Zusammenhängen zu erleichtern. So wird auch die Tatsache verständlich, daß es bis heute bei Fischen nicht gelungen ist, eine allen Ergebnissen gerecht werdende Konzeption der Osmoregulation zu finden. Trotz aller Schwierigkeiten dennoch zu versuchen, diesem Ziel einen Schritt näher zu kommen, war der leitende Gedanke bei der Durchführung der vorliegenden Untersuchungen. Um den Anforderungen dieser Problemstellung gerecht werden zu können, wurde ein breites Spektrum von Versuchen durchgeführt. Außerdem kam mehr als nur eine einzige Untersuchungsmethode zur Anwendung. Die Untersuchungen wurden zudem mit Fischen durchgeführt, deren euryhalines Verhalten besonders geeignet erschien, zur Lösung des Problems der Osmoregulation und ihrer endokrinen Kontrolle beizutragen. Im folgenden soll nun gezeigt werden, inwieweit dieser Versuch geglückt ist.

Die chemische Zusammensetzung der Körperflüssigkeiten bei den Fischen ist stets verschieden von der ihrer Umgebung. Die den Körper begrenzenden Membranen, insbesondere die der Kiemen, deren Oberfläche ein Vielfaches der restlichen Körperoberfläche einnimmt (PARRY, 1966), lassen osmotische Gradienten entstehen, denen der Fisch regulierend entgegenwirken muß, damit die Gesamtkonzentration seines Innenmediums wie auch dessen ionale Zusammensetzung gegenüber dem Außenmedium konstant gehalten werden kann. Die mit diesem Vorgang verbundenen physiologischen Prozesse werden allgemein unter dem Begriff Osmoregulation zusammengefaßt.

Da die Salzkonzentration des Blutes bei den Fischen zwischen der des Salzwassers und der des Süßwassers liegt, ergeben sich zwei verschiedene Arten der Osmoregulation. Für die Süßwasserfische ist eine hyper-osmotische, für die Salzwasserfische eine hypo-osmotische Regulation typisch. Es soll nun gezeigt werden, daß die Stichlinge der hier als Süßwasserform bezeichneten leiurus-Form des dreistachligen Stichlings aufgrund ihres osmoregulatorischen Verhaltens tatsächlich zu den Süßwasserfischen zu zählen sind, während die Stichlinge der beiden Salzwasserformen, die trachurus- und die semiarmatus-Form, den Salzwasserfischen zugeordnet werden müssen.

## II. Die Osmoregulation bei den Stichlingen der Süßwasserform

Die Süßwasserfische besitzen eine gegenüber ihrem Milieu hypertonische Ionenkonzentration des Blutes. Sie müssen sich deshalb vor dem Eindringen von Wasser in ihren Körper schützen. An der sichtbaren Körperoberfläche verhindern Schuppen und Schleim ein Eindringen von Wasser (KROGH, 1939). Die Kiemenoberfläche dagegen ist ungeschützt. Zwar kommen hier vermehrt Mucose abscheidende Zellen vor, deren Sekrete die Osmose einzuschränken vermögen, dennoch dringt soviel Wasser ein, daß von der Niere große Mengen hochgradig hypotonischen

Harns gebildet werden müssen. Die geringen Salzmengen, die über Harn und Kiemen verloren gehen, können leicht wieder ersetzt werden durch die mit der Nahrung aufgenommenen Salze und die Tätigkeit der sogen. Chloridzellen in den Kiemen (KROGH, 1937).

Es erhebt sich nun die Frage, zu welchen Leistungen dieser Osmoregulationsmechanismus fähig ist, der von HICKMAN (1959) als ein einfaches, wenig energieverbrauchendes Wasserfiltrationssystem charakterisiert wurde. Nach dem Umsetzen von Karpfen (Cyprinus carpio) aus dem Süßwasser in Salzwasser stellte DRILHON (1937) eine Wasserabnahme des Gewebes fest. Das gleiche wurde von VESELOV (1949) und BLACK (1951) an Goldfischen (Carassius auratus) beobachtet. GUEYLARD (1924) machte dieselben Erfahrungen an Cyprinopsis auratus, Perca fluviatilis, Leuciscus rutilus und Gobio fluviatilis. Wie aus den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit hervorgeht, zeigen auch die Stichlinge der Süßwasserform im Salzwasser einen Wasserverlust ihrer Gewebe. Er wurde hier als "Austrocknungseffekt" gekennzeichnet. GUEYLARD (1924) und BLACK (1951) konnten außerdem zeigen, daß unter Salzwasserbedingungen der Chloridspiegel des Blutes der Süßwasserfische ansteigt. Zu dem gleichen Ergebnis kamen KOCH und HEUTS (1942, 1943) bei der Untersuchung von schwach beschilderten Stichlingen. Bei den stark beschilderten Stichlingen konnten sie einen solchen Anstieg nur zur Zeit der Geschlechtsreife nachweisen. Ein Vergleich mit dem Verhalten des Aminosäurenspiegels unter diesen Bedingungen zeigt, daß bei den Stichlingen der Anstieg des Chloridspiegels stets mit einer Erhöhung des Aminosäurenspiegels gekoppelt ist. Ein erhöhter Aminosäurenspiegel ließ sich, wie bereits erwähnt, auch bei Poeciliiden nachweisen, sobald diese Fische in verdünntes Salzwasser umgesetzt wurden (ANDERS und Mitarb., 1961, 1962a u. b, 1963). Es ist anzunehmen, daß der Aminosäurenspiegel der Gewebe bei allen Süßwasserfischen unter diesen Bedingungen in gleicher Weise reagiert und in Ermangelung eines anderen Osmoregulationsverfahrens dazu dient,

dem erhöhten Chloridspiegel des Blutes und einer weiteren Austrocknung des Gewebes "osmoregulatorisch" entgegenzuwirken.

Von den Süßwasser- und Salzwasserinvertebraten ist bereits seit langem bekannt, daß sie mit Hilfe der freien Aminosäuren zu osmoregulieren vermögen. Die neuesten Ergebnisse auf diesem Gebiet werden referiert von FLORKIN und Mitarb., 1964; KRISHNAMOORTHI und KRISHNASWAMY, 1965 sowie von CLARK, 1968a und 1968b.

Über die Energiebilanz dieses osmoregulatorischen Verhaltens geben die Messungen des Sauerstoffverbrauchs Auskunft. VESELOV (1949) stellte fest, daß der Sauerstoffverbrauch von Carassius auratus im Salzwasser sehr stark absinkt. Die gleiche Beobachtung machte GRAETZ (1951) an Süßwasserstichlingen. Sie wurde durch die vorliegenden Untersuchungen bestätigt. Aus diesen Ergebnissen kann gefolgert werden, daß die Atmung der Süßwasserfische im Salzwasser eingeschränkt ist. Daß sie unter diesen Bedingungen sogar ganz zum Erliegen kommen und zum Erstickungstod der Fische führen kann, zeigen die Untersuchungen von BERT (1871), FONTAINE und FIRLY (1952), FIRLY und FONTAINE (1952) und PORA (1939). Das Versagen der Atmung wird von diesen Autoren zurückgeführt auf die Veranderung der Blutzusammensetzung und der damit verbundenen Störung der Oxyhämoglobinbildung.

Niedrige Temperaturen scheinen die toxische Wirkung des Meerwassers auf die Süßwasserfische noch zu verstärken. Das läßt der abnorm niedrige Wert des Sauerstoffverbrauchs vermuten, der für die Süßwasserstichlinge bei $4^{\circ}$ C gemessen wurde. Anlaß zu einer solchen Vermutung gibt auch die hohe Sterberate dieser Fische in extrem kaltem Salzwasser. Dieser Einfluß der Temperatur spiegelt sich auch in der Verbreitung der wenigen im Salzwasser vorkommenden Stichlinge der Süßwasserform wider. Der Prozentsatz an den in der

Mischpopulation vorkommenden Stichlingen der Süßwasserform ist mit 9 % im Gebiet des warmen Golfstromes an den Kanalküsten am größten. Nach Norden zu nimmt dieser Prozentsatz schnell ab. Im Bereich der Emsmündung beträgt er nur noch 4 % (MÜNZING, 1963).

Die vorliegenden Ergebnisse zeigen, daß sich die Stichlinge der Süßwasserform aufgrund ihres physiologischen Verhaltens eindeutig den Süßwasserfischen zuordnen lassen. Außerdem geht aus den Ergebnissen hervor, daß die Osmoregulation mit Hilfe des Aminosaurenspiegels einen rein passiven Charakter trägt. Ihre Wirkung ist auf das Zustandekommen eines rein osmotischen Gleichgewichts ausgerichtet, wobei auf die Ausnutzung energieliefernder Prozesse verzichtet wird. Die Effektivität dieses osmoregulatorischen Prinzips ist jedoch nicht groß , und es erhebt sich die Frage, ob in diesem Zusammenhang überhaupt von einem Osmoregulationsmechanismus gesprochen werden darf. Vielleicht handelt es sich bei diesem Regulationsvorgang lediglich um eine allen Zellen gemeinsame Reaktionsweise gegenüber dem sich in seiner ionischen Zusammensetzung verändernden Außenmedium. Die Ergebnisse von SCHOFFENIELS (1960) sprechen dafür. Dieses Problem soll später an einer anderen Stelle noch einmal aufgegriffen werden.

## III. Die Osmoregulation bei den Stichlingen der beiden Salzwasserformen

Bei den Salzwasserfischen kommt ein vollkommen anderer Osmoregulationsmechanismus zur Anwendung. Die Salzkonzentration des Blutes dieser Fische ist hypotonisch gegenüber der Ionenkonzentration des Milieus. Die osmotischen Verhältnisse führen bei ihnen zu einem dauernden Wasserverlust im Bereich des Mundraumes und der Kiemen. Damit die Fische nicht in Gefahr geraten "auszutrocknen", muß das verlorengegangene Wasser durch Trinken von Salzwasser ersetzt werden. Da das Meerwasser jedoch sehr reich an Salzen ist, ergibt sich

als neues Problem die Abscheidung der überschüssigen Salzmengen. Während die bivalenten Ionen stets über die Nieren und den Darm abgeschieden werden, erfolgt die Abgabe der monovalenten Ionen, besonders der im Meerwasser reichlich vorkommenden Natrium- und Chloridionen über die sogen. Chloridzellen der Kiemen (SMITH, 1930; KEYS, 1931; GETMAN, 1950; MORRIS, 1957; VIRABHADRACHARI, 1961). In geringer Anzahl kommen diese Zellen auch bei Süßwasserfischen vor KEYS und WILLMER, 1932), allerdings haben sie dort die Funktion der Salzaufnahme (COPELAND, 1948). Die Absorption des Wassers im Darm der Salzwasserfische und die Bildung des dem Blut gegenüber schwach hypotonischen Harns erfordert nur einen geringen Energieaufwand. Die eigentliche osmoregulatorische Arbeit wird von den Chloridzellen der Kiemen geleistet (POTTS und PARRY, 1964).

Bei der Untersuchung des Chloridspiegels des Blutes von stark beschilderten Stichlingen in Abhängigkeit der Salinität des Milieus konnten KOCH und HEUTS (1942, 1943) keine Veränderungen feststellen. Das stimmt mit den allgemeinen Feststellungen von BLACK (1957) über das homoiosmotische Verhalten insbesondere der euryhalinen Arten überein. Für den Aminosäurenspiegel wurden jedoch bei den Stichlingen der beiden Salzwasserformen im Salzwasser etwas niedrigere Werte festgestellt als im Süßwasser. Diese Tatsache weicht zwar von der zwischen dem Chloridspiegel des Blutes und dem Aminosäurenspiegel festgestellten Korrelation ab, findet ihre Erklärung aber in der unterschiedlichen Empfindlichkeit beider Methoden, wie sie sich in ihren Meßwerten darstellt. Aus der Beobachtung, daß der Chloridspiegel des Blutes und der Aminosaurenspiegel der Gewebe nicht ansteigen, kann gefolgert werden, daß die Osmoregulation bei den Salzwasserstichlingen im Gegensatz zu der der Süßwasserstichlinge nicht über den Aminosaurenspiegel erfolgt. Die Ergebnisse der Messungen des Sauerstoffverbrauchs an den Stichlingen der Salzwasserformen zeigen, daß die von diesen

Fischen errichteten osmotischen Schranken zur Konstanterhaltung ihres inneren Milieus nicht passiver, sondern aktiver Natur sind. Besonders aufschlußreich sind in diesem Zusammenhang die Untersuchungen, die an anderen euryhalinen Fischen durchgeführt wurden. So konnte HICKMAN (1959) bei der euryhalinen Flunder Platichthys stellatus feststellen, daß ihre Stoffwechselintensität, als deren Maßstab der Sauerstoffverbrauch angesehen werden kann (PFEIFFER, 1968), ebenfalls mit Erhöhung der Salinität des Milieus zunimmt. Das gleiche Ergebnis erhielt PARVATHESWARARAO (1965) bei der Untersuchung von Etroplus maculatus, einem euryhalinen Brackwasserfisch. An den beiden euryhalinen Stadien des Aals, dem im Brackwasser lebenden Glasaal und dem aus dem Süßwasser ins Meer zurückwandernden silbernen Aal, wurden ähnliche Beobachtungen gemacht (RAFFY und FONTAINE, 1930; RAFFY, 1933). Umgekehrt konnte CHAISSON (1951) an Pseudopleuronectes americanus feststellen, daß der Sauerstoffverbrauch mit Erniedrigung der Salinität abnimmt.

Daraus folgt, daß die Osmoregulation der im Salzwasser lebenden Fische im typischen Falle nicht statisch über Inanspruchnahme des Aminosäurenspiegels erfolgt. Stattdessen wird sehr wahrscheinlich unter Zuhilfenahme des aktiven Transports der Zellen (TROSHIN, 1967) eine dynamische Barriere errichtet, die auf Kosten eines hohen Energieaufwands die Aufrechterhaltung des hypotonischen Zustands des inneren Milieus der Salzwasserfische gewährleistet.

## IV. Der Einfluß des Thyroxins auf die Osmoregulation der Stichlinge

Daß der aktive Transport durch das Schilddrüsenhormon Thyroxin kontrolliert wird, konnte bei in-vitro-Versuchen an der Froschhaut festgestellt werden (GREEN und MATTY, 1965; MATTY und GREEN, 1964). Diese Beobachtung kam nicht überraschend, nachdem bereits vorher von BARKER (1951), LEE und Mitarb. (1959)

sowie TATA und Mitarb. (1963) gezeigt werden konnte, daß das Thyroxin die Synthese von Enzymen des Citronensäure-Cyclus und der Atmungskette steuert und damit zur Bildung energiereicher ATP-Moleküle beiträgt (KARLSON, 1960).

In diesem Zusammenhang finden neuere Untersuchungen mehrerer Forscher über das Wirksamwerden von Hormonen auf Zellebene höchstes Interesse. Über die Deutung der Ergebnisse ist man sich indessen nicht einig. Gleichwohl sei hier kurz dazu Stellung genommen. Im wesentlichen werden augenblicklich zwei Mechanismen diskutiert. So vertreten KARLSON (1963) und TATA (1967) die Auffassung, daß die Hormone als Induktoren oder Repressoren im Sinne des von JACOB und MONOD entwickelten Operon-Modells direkt am Chromosom angreifen. KROEGER (1966) dagegen ist der Meinung, daß die Hormone indirekt über eine Veränderung des ionalen inneren Milieus und damit über eine Veränderung des Potentials der Zelle auf das genetische Material einwirken. Daß das Zellpotential auch durch Aminosäuren verändert werden kann, geht aus den Versuchen von CURTIS und Mitarb. (1960) und GERSCH und Mitarb. (1967) hervor. ANDERS und Mitarb. konnten nun an Poeciliiden (1961 u. 1962) und an Drosophila melanogaster (1964) zeigen, daß der Manifestationsgrad gewisser Phane durch freie Aminosäuren reguliert wird. Diese freien Aminosäuren aber, und das haben die vorliegenden Untersuchungen gezeigt, unterliegen der Kontrolle des Schilddrüsenhormons Thyroxin. Das Modell von KROEGER läßt also die Annahme zu, daß das Thyroxin über den Aminosäurenspiegel oder den damit gekoppelten Chloridspiegel, der wiederum zu dem Natrium-Kalium-Verhältnis der Zelle in einem kausalen Abhängigkeitsverhältnis steht (TROSHIN, 1967), die Synthese jener Enzyme steuert, die für den aktiven Transport und damit für die Erzeugung von ATP notwendig sind. Die Freisetzung der Energie aus dieser Verbindung erfolgt über Adenosintriphosphatasen (HYMAN, 1966; MARTIN und DIAMOND, 1966). Auch solche in den Mitochondrien lokalisierten Enzymsysteme werden vom Thyroxin kontrolliert (MALEY, 1957; FRIEDEN und MATHEWS, 1958). Besonders reich an ATPasen sind bezeichnenderweise die osmoregulatorisch tätigen Zellen in den Nasendrüsen der marinen Vögel (HOKIN,

1963; BONTING und Mitarb., 1964) und die Chloridzellen der Kiemen des bisher einzig daraufhin untersuchten Fisches Fundulus heteroclitus (EPSTEIN und Mitarb., 1967).

Die an den drei Formen des dreistachligen Stichlings durchgeführten Atmungsversuche haben bewiesen, daß das Thyroxin den Sauerstoffverbrauch, insbesondere der Salzwasserformen, erheblich zu steigern vermag. Dadurch wird gezeigt, daß der Thyroxinspiegel des Blutes den Energiehaushalt der Fische zu beeinflussen vermag. LEWIS und FRIEDEN (1959) wiesen einen solchen Sachverhalt für Amphibien nach. Da die Vorgänge des aktiven Transports, vornehmlich in den Chloridzellen der Kiemen, ebenfalls energieabhängig sind, kontrolliert der Thyroxinspiegel somit auch das Osmoregulationsvermögen der Fische. Dies kommt bei den Salzwasserfischen am stärksten zum Ausdruck. Die Bedeutung des Thyroxins für die Osmoregulation wird durch die folgenden Beobachtungen noch besonders unterstrichen. So stellte HICKMAN (1959) fest, daß bei Platichthys stellatus der Bedarf an Jodid und Thyroxin im Salzwasser größer ist als im Süßwasser. Nach längerem Aufenthalt im Süßwasser zeigten sich bei diesen Fischen goitrogene Effekte, die HICKMAN auf die Jodarmut des Süßwassers zurückführte. HOAR (1952) machte ähnliche Beobachtungen an Pomolobus pseudoharengus. Aus den Versuchen von FONTAINE und BARADUC (1954) und SMITH (1956) geht schließlich hervor, daß die Verabreichung von Thyroxin bei verschiedenen Arten der euryhalinen Salmoniden zu einer besseren Verträglichkeit plötzlicher Salinitätsänderungen führt.

Besondere Erwähnung verdienen in diesem Zusammenhang indessen die Versuche mit Thioharnstoff. Sie unterstreichen nämlich die Bedeutung des Thyroxins für die Osmoregulation in ganz besonderer Weise. Diese Feststellung mag zunächst überraschen, sie wird aber sofort verständlich, sobald die spezielle Wirkung dieser Substanz dargelegt ist. Nach von BUDDENBROCK (1950) hemmt der Thioharnstoff als starkes

Reduktionsmittel wahrscheinlich eine Peroxydase, die für die Synthese von Thyroxin notwendig ist. Infolge der durch diese Hemmwirkung verursachten Verringerung der Thyroxinmenge im Blut kommt es zu einer verstärkten Ausschüttung des thyreotropen Hormons der Hypophyse. Damit "wird die Schilddrüse zu einer Entleerung ihrer letzten Thyroxinreserven gezwungen". Außerdem lassen sich nach von BUDDENBROCK alsbald hypertrophische Bildungen feststellen. Unter Berücksichtigung dieses Sachverhalts und auch der Tatsache, daß GOLDSMITH und Mitarb. (1944) nach Verabreichung von Thioharnstoff an Zahnkarpfen erst nach 49 Tagen jene goitrogenen Effekte nachweisen konnten, werden nun die Ergebnisse der eigenen Versuche mit Thioharnstoff erst richtig verständlich: In ihnen spiegelt sich offensichtlich die Wirkung jener letzten Thyroxinreserven wider! Eine wichtige Ausnahme macht allein der Versuch, in dem die Verabreichung von Thioharnstoff kombiniert worden war mit der Salzwasserbedingung. Während die leiurus-Stichlinge unter diesen Bedingungen überhaupt nicht lebensfähig waren und bei den trachurus-Stichlingen ein abnorm hoher Aminosäurenspiegel verbunden mit einem Austrocknungseffekt festgestellt wurde, konnte im Gegensatz dazu bei den Stichlingen der semiarmatus-Form kein anomales Verhalten beobachtet werden. Offensichtlich reichten in diesem Versuch jene Thyroxinreserven nur bei den semiarmatus-Stichlingen aus, um dem erhöhten Bedarf an diesem Hormon für die Osmoregulation gerecht zu werden.

Eine Gegenüberstellung der Leistungsfähigkeit der Schilddrüse bei Süß- und Salzwasserfischen, die von OLIVEREAU (1954), GORBMAN (1959) und LELOUP und FONTAINE (1960) vorgenommen wurde, führte zu dem Ergebnis, daß die Süßwasserfische eine in Gestalt und Funktion verkümmerte Schilddrüse besitzen. Zu dem gleichen Schluß führen auch die eigenen Ergebnisse bei einem Vergleich der Stichlinge der Süßwasserform mit denen der Salzwasserformen hinsichtlich des Verhal

tens ihres Aminosäurenspiegels und ihres Sauerstoffverbrauchs gegenüber Salzwasser, Thyroxin und Thioharnstoff. Von besonderem Interesse ist hierbei die Tatsache, daß die Stichlinge der Süßwasserform, die normalerweise in kaltem Salzwasser aufgrund ihres unzureichenden Osmoregulationsvermögens kaum lebensfähig sind, nach Thyroxingabe ein Verhalten zeigen, wie es für die an Salzwasser angepaßten Stichlinge der Salzwasserformen charakteristisch ist. In diesem Zusammenhang ist es nicht unwichtig zu wissen, daß HOAR (1951) und BLACK (1951) einen Einfluß des Thyroxins auch für die Ausbildung der Chloridzellen in den Kiemen herausfanden.

Möglicherweise trägt das Aktivwerden der Chloridzellen auch dazu bei, den Aminosäurenspiegel im Gewebe zu senken. Wie bereits geschildert, fördert Thyroxin den aktiven Transport in den Chloridzellen, wo die monovalenten Ionen, insbesondere auch Chloridionen, aus dem Blut gegen ein starkes Konzentrationsgefälle ins Außenmedium abgeschieden werden. Da aufgrund anderer Versuche festgestellt wurde, daß eine positive Korrelation zwischen dem Chloridspiegel des Blutes und dem Aminosäurenspiegel des Gewebes besteht, kann das Absinken des Aminosäurenspiegels mit dem Absinken des Chloridspiegels in Zusammenhang gebracht werden. Eine Erklärung von grundlegenderer Bedeutung wird später gegeben (s. S. 62 ). Die den Chloridspiegel des Blutes senkende Wirkung des Thyroxins ist außer von KOCH und HEUTS (1942) für den Stichling auch von CALLAMAND und FONTAINE (1940) für den Aal und von FONTAINE (1951) für den atlantischen Lachs beschrieben worden.

Daß sich die stoffwechselfördernde Wirkung des Thyroxins tatsächlich aber nicht allein auf die Chloridzellen erstreckt, sondern dem ganzen Fischorganismus zugute kommt, läßt sich u.a. den folgenden Tatsachen entnehmen. So konnte z.B. eine Korrelation festgestellt werden, zwischen der Höhe des

Thyroxinspiegels des Blutes und der Aktivität der Fische (LELOUP und FONTAINE, 1960). Außerdem hatte sich in den eigenen Versuchen, die sich mit dem Erreichen der Geschlechtsreife befaßten, gezeigt, daß die Gonaden unter dem Einfluß von Thyroxin schneller heranreifen.

V. Der Einfluß des Thyroxins auf das Wanderverhalten der Stichlinge

Die Versuche von BAGGERMAN (1957), in denen gezeigt wurde, daß sich unter dem Einfluß von Thyroxin die Salzwasservorliebe von Stichlingen der Mischpopulation in eine solche für Süßwasser umwandeln läßt, steht offensichtlich im Widerspruch zu der hier vertretenen Meinung, daß die Osmoregulation im Salzwasser gegenüber derjenigen im Süßwasser eine größere Menge Schilddrüsenhormon notwendig macht. Dieser Widerspruch ist indessen, wie sich im folgenden zeigen wird, nur scheinbar vorhanden.

So führte BAGGERMAN (1957) ihre Versuche mit Stichlingen unter Kurztagbedingungen bei $9^{\circ}$ C in Süßwasser durch. In den eigenen Versuchen konnte nun unter Thyroxin-Kälte-Bedingungen, daran sei noch einmal erinnert, die erstaunliche Feststellung gemacht werden, daß nunmehr auffallenderweise auch der Aminosäurenspiegel der Stichlinge der Süßwasserform abgesunken war. Die niedrige Temperatur sensibilisierte offenbar die Gewebe gegenüber Thyroxin und förderte damit dessen Wirkung. Weiterhin konnte unter diesen Bedingungen bei allen drei Formen des dreistachligen Stichlings überraschenderweise ein die Wirkung des Thyroxins sonst stets begleitender Austrocknungseffekt nicht beobachtet werden. Die Ergebnisse der Versuche unter Langtagbedingungen in Verbindung mit einer Feststellung von BAGGERMAN (1957), daß die Geschlechtshormone die Wirkung des Thyroxins unterstützen, und einer Notiz von FONTAINE (1956), wonach von den Geschlechtshormonen eine die Gewebe hydratisierende Wirkung

ausgeht, brachten schließlich eine zwanglose Erklärung für diese Beobachtungen. Es konnte angenommen werden, daß all diese Ergebnisse unter dem Einfluß von Geschlechtshormonen zustandegekommen waren. Das gleiche ließ sich für die Wanderversuche von BAGGERMAN vermuten. Weitere Hinweise dafür gaben die folgenden Feststellungen: BAGGERMAN (1957) hatte unabhängig von ihren Versuchen, die sich mit der Auslösung des Wanderverhaltens beschäftigten, auch die Bedingungen untersucht, die bei diesen Fischen zum Erreichen der Geschlechtsreife führen. Dabei machte sie die Feststellung, daß die Stichlinge auch unter Kurztagbedingungen geschlechtsreif werden können, wenn man die zwei bis drei Monate alten Fische über längere Zeit konstant niedrigen Temperaturen aussetzt. Wie BAGGERMAN anschließend feststellte, besaßen auch diese Fische eine Süßwasservorliebe. Da nach ihrer Meinung die für das Wanderverhalten verantwortliche Schilddrüse nur unter Langtagbedingungen aktiv ist, mußte sie annehmen, daß die Geschlechtshormone für das Zustandekommen der Süßwasservorliebe verantwortlich waren. Diese Annahme konnte sich aber in den daraufhin durchgeführten Versuchen nicht bestätigen lassen. BAGGERMAN stellte nämlich fest, daß die Gonadenhormone und das Gonadotropin niemals selbständig eine Änderung der Salinitätsvorliebe auszulösen vermögen. Daraufhin ließ BAGGERMAN dieses Problem vorerst offen.

Eine Erklärung für dieses Problem bietet sich jedoch an, wenn man die dargelegten Fakten berücksichtigt und dazu auch bedenkt, daß die Stichlinge der beiden Salzwasserformen im Alter von zwei bis drei Monaten ins Salzwasser abwandern. Im Sinne der hier vertretenen Auffassung über die Osmoregulation kann daraus geschlossen werden, daß die Stichlinge zu diesem Zeitpunkt bereits über eine gut arbeitende Schilddrüse verfügen. In der Annahme, daß stets erst ein Zusammenwirken von Thyroxin und Geschlechtshormonen eine Süßwasservorliebe bei den Stichlingen der Salzwasserformen hervorzurufen vermag, wurde in einer, nach den Angaben von BAGGERMAN (1957) angefertigten Salinitätsorgel geprüft, wie die

Stichlinge nach Verabreichung von Thyroxin reagieren, wenn sie nicht bei 9° C, sondern bei 2o° C unter sonst gleichen Bedingungen gehalten worden waren. Bei dieser hohen Temperatur war nämlich eine Ausbildung von Geschlechtshormonen nicht zu erwarten. Tatsächlich wurde festgestellt, daß die Stichlinge unter diesen Bedingungen stets eine Salzwasservorliebe zeigen. Das Thyroxin allein führt also nicht, wie BAGGERMAN (1957, 1962) offensichtlich irrtümlich annimmt, zur Ausbildung einer Süßwasservorliebe, sondern, wie sie selbst mit Hilfe von Thioharnstoff - allerdings unbewußt - nachwies (s. S. 23), zur Ausbildung einer Salzwasservorliebe! Diese Tatsache kann als ein weiterer Beweis für die hier vertretene Auffassung von der Osmoregulation angesehen werden. Sie klärt außerdem die Widersprüche zu den Ergebnissen von BAGGERMAN und löst das von BAGGERMAN angeschnittene Problem der Süßwasservorliebe von Stichlingen unter Kurztagbedingungen.

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß alles darauf hinweist, daß zur Ausbildung einer Salzwasservorliebe allein Thyroxin erforderlich ist, während das Zustandekommen einer Süßwasservorliebe zusätzlich Gonadenhormone notwendig macht. Es soll nun versucht werden, eine Erklärung für dieses Ergebnis zu finden. Das Wanderverhalten der Fische ist offensichtlich eng verknüpft mit der Wirkung des Thyroxins auf die Fische. Diese beschränkt sich aber nicht, wie bereits beschrieben, allein auf die Kontrolle physiologischer Vorgänge, sondern es gehen mit dem Aktivwerden der Schilddrüse allgemein auch Veränderungen morphologischer und histologischer Natur einher. Die Summe der mit der Wirkung des Thyroxins in Verbindung stehenden Veränderungen kann zu "Metamorphosen" führen (WALD, 1958). Es wird hier in Anlehnung an die Thesen von WALD (l.c.) und GRANT (1961) die Auffassung vertreten, daß jedes Wirbeltier grundsätzlich zwei solcher "Metamorphosen" durchmacht. Die erste "Metamorphose" leitet von einem Larvenstadium über in das Jugend-

stadium; die zweite führt zur Geschlechtsreife der Tiere. Bei den Fischen werden diese "Metamorphosen" meist von der Auslösung eines Wandertriebes begleitet. Das Wanderverhalten, insbesondere bei der zweiten "Metamorphose", scheint von der Aktivität der Schilddrüse abhängig zu sein. Die erste "Metamorphose" ist bei den Stichlingen der beiden Salzwasserformen gekennzeichnet durch eine starke Versilberung der Haut und ein ins Salzwasser gerichtetes Wanderverhalten. Wie aus den Beobachtungen von LANDGREBE (1941), NEAVE (1944), ROBERTSON (1948, 1949), FONTAINE (1948), SHEPARD (1948), HOAR (1951), LA ROCHE und LEBLOND (1952) und SMITH (1956) hervorgeht, ergibt sich derselbe Sachverhalt für die Salmoniden. ROBERTSON zeigte in seinen Arbeiten an der Regenbogenforelle, daß für die durch eine verstärkte Guaninabscheidung und eine Kontraktion der Melanophoren bewirkte Versilberung der Haut ebenfalls das Thyroxin verantwortlich ist. Auch die jeweils stark ausgeprägte erste "Metamorphose" beim Hering Clupea harengus und bei der Scholle Pleuronectes platessa läßt sich, wie BUCHMANN (1940) bzw. SKLOWER (1930) nachweisen konnten, auf die in dieser Zeit besonders aktive Schilddrüse zurückführen. Mit dieser "Metamorphose" ist wiederum ein Wanderverhalten verbunden, das sich aber auf ein Umherwandern im Salzwasser beschränkt (STEVENSON, 1947).

Die zweite "Metamorphose" ist gekennzeichnet durch das Erreichen der Geschlechtsreife. Auch zu diesem Zeitpunkt zeigt die Schilddrüse eine besonders große Aktivität (HOAR, 1951; FONTAINE, 1956; KOCH, 1968). Für die Stichlinge wurde dies von KOCH und HEUTS (1942) histologisch nachgewiesen. Die Ergebnisse der eigenen Untersuchungen in Bezug auf den Sauerstoffverbrauch und das Verhalten des Aminosäurenspiegels sprechen ebenfalls dafür. Außerdem machen sie deutlich, daß die Geschlechtshormone die Wirkung des Thyroxins zu unterstützen vermögen. Das zeigte sich besonders bei den Stichlingen der Süßwasserform, deren Aminosäurenspiegel auf

das Thyroxin nur unter Kälte- bzw. Langtagbedingungen reagierte, also nur dann, wenn gleichzeitig auch die Geschlechtshormone von der Hypophyse und den Gonaden abgegeben wurden. Daß das Thyroxin seinerseits die Wirkung der Geschlechtshormone fördert, geht aus den Ergebnissen der Versuche zum Geschlechtsreifwerden der Stichlinge hervor. Dabei zeigte sich, daß bei den Stichlingen der Süßwasserform die mit Thyroxin behandelten Tiere schneller geschlechtsreif wurden als alle anderen Stichlinge dieser Form. Dennoch benötigen sie zum Erreichen der Geschlechtsreife eine längere Zeit als die Stichlinge der beiden Salzwasserformen, bei denen aufgrund der vorangegangenen Versuche angenommen werden durfte, daß sie einen höheren Thyroxinspiegel besitzen als die Stichlinge der Süßwasserform. In diesem Zusammenhang ist zudem die Tatsache von Bedeutung, daß der Thioharnstoff als Thyreostatikum das Erreichen der Geschlechtsreife verzögert bzw. hemmt. Ganz offensichtlich kommt es also bei der zweiten "Metamorphose" der Fische gewissermaßen zu einem Aufschaukeln der Wirkungen des Thyroxins und der Geschlechtshormone, aus dem schließlich eine verstärkte, wenn nicht gar synergistische Wirkung beider Hormonsysteme hervorgeht, was zu einer weiteren verstärkten Aktivierung des Stoffwechselgeschehens führen muß. Dieser erhöhte Stoffwechsel kommt in erster Linie der Bildung der Gonaden zugute, wobei, wahrscheinlich wie bei den Amphibien, insbesondere die Fett- und Glykogenreserven aufgebraucht werden (BILEWICZ, 1958; FRIEDEN und MATHEWS, 1958). Viele Fische, darunter auch der Lachs und der Aal, verzichten in dieser Zeit vollkommen auf eine Nahrungsaufnahme (KOCH, 1968). Die in dieser Zeit produzierte überschüssige Energie, so scheint es, schafft sich bei den stets im Salzwasser lebenden Fischen ein Ventil in einer ozeanodromen Laichwanderung. Über ein solches Verhalten wird von BUCHMANN (1940) beim Hering und von CARLISLE (1956) bei der Makrele berichtet. Bei den im Süßwasser lebenden Fischen, die noch über eine wenn auch nur geringe Schilddrüsenaktivität verfügen, kommt es aus den gleichen Gründen zu einer

potamodromen Laichwanderung (NEAVE, 1944; ROBERTSON, 1948; KOCH, 1968). Dieses Phänomen wird bezeichnenderweise bei denjenigen Süßwasserfischen beobachtet, deren nächste Verwandte als anadrome oder katadrome Laichwanderer über eine noch gut funktionierende Schilddrüse verfügen. Die Salmoniden und die Gasterosteiden liefern instruktive Beispiele dafür. Daß es bereits innerhalb einzelner Arten zu Unterschieden in der Schilddrüsenfunktion und damit zu Unterschieden im Wanderverhalten kommen kann, läßt sich zeigen bei Salmo trutta und Salmo gairdnerii (KOCH, 1968), sowie bei dem hier untersuchten dreistachligen Stichling Gasterosteus aculeatus. Es soll noch hervorgehoben werden, daß die unterschiedliche Schilddrüsenfunktion bei den drei Formen des dreistachligen Stichlings, wie gezeigt werden konnte, auch zur Ausbildung einer zeitlichen Bastardierungsschranke führt. Sie stellt einen sinnvollen Schutz dar zur Konstanterhaltung der Population der Süßwasserstichlinge. Eine Bastardierung würde einen dauernden Individuenverlust mit sich bringen, da die Bastarde, physiologisch gesehen, Salzwasserstichlinge sind, die im Spätsommer ins Meer abwandern.

Was die zweite "Metamorphose" anbetrifft, muß den anadromen und katadromen Laichwanderern eine besondere Aufmerksamkeit geschenkt werden. Zu diesen Fischen, die zwischen Süß- und Salzwasser hin- und herwandern, gehören auch die Stichlinge der beiden Salzwasserformen. Wie aus den Untersuchungen von LELOUP und FONTAINE (1960) besonders an Salmoniden hervorgeht, besitzen diese Fische die stärkste, bisher bei Fischen festgestellte Schilddrüsenaktivität. Das läßt vermuten, daß auch ihr Stoffwechsel Höchstwerte erreicht. Das kann insbesondere beim Einsetzen der zweiten "Metamorphose" erwartet werden. Wenn zudem bedacht wird, daß unter dem Einfluß der Geschlechtshormone dieser bereits sehr hohe Stoffwechsel noch weiter in die Höhe getrieben wird, dann läßt sich leicht vorstellen, daß das Gleichgewicht zwischen anabolischen und katabolischen Prozessen im Organismus empfindlich gestört wird. Diese Störung

des physiologischen Zustands der Fische veranlaßt dieselben sehr wahrscheinlich, dem Prinzip des kleinsten Zwanges zu folgen und ein Milieu aufzusuchen, das ihnen unter diesen Umständen am besten zusagt. Auf diese Weise wird verständlich, warum die Lachse und die Stichlinge der Salzwasserform z.B. zur Zeit der Geschlechtsreife ins Süßwasser abwandern. Dort ist, wie gezeigt werden konnte, der osmoregulatorische Arbeitsaufwand nicht so groß wie im Salzwasser. Daß die Stichlinge der beiden Salzwasserformen nach erfolgter zweiter "Metamorphose" tatsächlich nicht mehr das leisten können, was sie vorher zu leisten imstande waren, geht aus der Untersuchung ihrer osmoregulatorischen Fähigkeiten hervor, wie sie sich im Sauerstoffverbrauch und im Gehalt der Gewebe an freien Aminosäuren widerspiegeln. Wie bereits geschildert, sank der Sauerstoffverbrauch ab, und der Aminosäurenspiegel stieg an, wie es bei den zur aktiven Osmoregulation im Salzwasser unfähigen Stichlingen der Süßwasserform stets zu beobachten war. Es ist deshalb nicht weiter verwunderlich, wenn festgestellt werden muß, daß sehr viele Salmoniden, bei denen bekanntlich die Schilddrüsenaktivität besonders groß ist, gleich nach Beendigung der ersten Laichwanderung an vollkommener Erschöpfung zugrunde gehen (KOCH, 1968). Bei den Stichlingen der beiden Salzwasserformen kann das nach der zweiten Laichwanderung ebenfalls beobachtet werden.

## VI. Mögliche Beziehungen zwischen Stoffwechselgeschehen und Aminosäurenspiegel

Ganz offensichtlich wird der Organismus der anadromen und katadromen Wanderfische durch die Hyperfunktion der Schilddrüse zur Zeit der Geschlechtsreife überfordert. Schilddrüsenfunktion und Leistungsfähigkeit des Organismus scheinen dann nicht mehr aufeinander abgestimmt zu sein. Es kann angenommen werden, daß die katabolischen Stoffwechselreaktionen auf Kosten der anabolischen zunehmen, oder anders ausgedrückt, daß der Umfang des Aufbaustoffwechsels geschmälert wird

zugunsten des Betriebsstoffwechsels. MITZKAT und Mitarb. (1963) und KADENBACH (1966) machten eine solche Beobachtung an Ratten, die sie mit steigenden Dosen von Thyroxin behandelten. Bei diesen Versuchen stieg der Sauerstoffverbrauch der Tiere im Verhältnis zur Dosismenge linear an (KADENBACH, 1966). Die Proteinsynthese aber wurde nach anfänglicher Förderung allmählich immer mehr gehemmt (MITZKAT und Mitarb., 1963). Auch aus dieser Feststellung heraus läßt sich die Abnahme des Aminosäurenspiegels in Abhängigkeit von Thyroxingaben erklären. Eine solche Vorstellung stützt zudem die von ANDERS und Mitarb. (1963) gemachte Beobachtung, daß die Konzentration der freien Aminosäuren in den Zellen positiv korreliert ist mit der Proteinsynthese. Parallel zur Dosismenge des zugeführten Thyroxins und dem daraus resultierenden gesteigerten Sauerstoffverbrauch wurde eine Abnahme des $\frac{ATP}{ADP}$-Quotienten festgestellt (MITZKAT und Mitarb., 1963). Nach einer Interpretation dieser Ergebnisse durch KADENBACH (1967) kann dieser Quotient als Orientierungsmaßstab dienen bei der Beurteilung der Verschiebung des Gleichgewichts zwischen Aufbau- und Betriebsstoffwechsel. Da die biochemischen Verhältnisse bei allen Lebewesen nahezu identisch sind - es ist z.B. bekannt, daß das Thyroxin bei Mikroorganismen die gleichen stoffwechselfördernden Wirkungen hervorruft wie bei den Wirbeltieren (ROCHE und Mitarb., 1959) - wird angenommen, daß diese an Ratten gemachten Beobachtungen auch auf Fische zutreffen. Aus der Tatsache, daß das Verhalten des $\frac{ATP}{ADP}$-Quotienten unter den vorgegebenen Bedingungen genau dem des Aminosäurenspiegels entspricht, kann gefolgert werden, daß die das Stoffwechselgeschehen charakterisierende Eigenschaft dieses Quotienten auch dem Aminosäurenspiegel zukommt. Damit findet sich ein Eindruck bestätigt, der sich im Verlauf der vorliegenden Untersuchungen regelrecht aufgedrängt hatte. Da der Aminosäurenspiegel artspezifisch ist (ANDERS und Mitarb., 1961-1965), was im Lichte dieser Ergebnisse nun eigentlich selbstverständlich erscheint, kann umgekehrt für jede Art eine Angabe gemacht

werden über das artspezifische Verhaltnis von Aufbau- und Betriebsstoffwechsel und bei den Wirbeltieren sogar über die artspezifische Aktivitat der Schilddrüse. Diese Vorstellungen finden eine gewisse Bestätigung in der Tatsache, daß der Aminosäurenspiegel im Muskelgewebe der Katze viel niedriger liegt (TALLAN und Mitarb., 1954), als im Muskelgewebe des Karpfens (DUCHATEAU und FLORKIN, 1954). Leider fehlen vergleichbare Angaben für andere Tiere. Aber auch noch die folgenden Ergebnisse weisen in die gleiche Richtung und unterstützen den hier dargelegten Gedankengang. So konnten ANDERS und Mitarb. (1964) resümierend feststellen, daß Insektenpuppen stets weniger Aminosäuren besitzen als Larven und Imagines. CHEN und Mitarb. (1967) untersuchten das Verhalten des Aminosäurenspiegels bei der Embryonalentwicklung von Insekten; dabei kamen sie zu dem Ergebnis, daß der Aminosäurenspiegel der sich entwickelnden Eier kurz vor dem Schlüpfen der Larven plötzlich absinkt.

Die Verhältnisse beim Tumorwachstum, die ANDERS und Mitarb. (1963) an Poeciliiden untersuchten, legen gleichfalls die Vermutung nahe, daß eine Verschiebung des Stoffwechselgleichgewichts in Richtung auf die Förderung katabolischer Prozesse ein Absinken des Aminosäurenspiegels mit sich bringt. Während zur Tumorgenese ein erhöhter Aminosäurenspiegel notwendig ist, wird in dem durch einen erhöhten, oft katabolischen Stoffwechsel gekennzeichneten Zentrum des Tumors (GREENSTEIN, 1954; LAWS und STICKLAND, 1963) ein gegenüber seiner Umgebung erniedrigter Aminosäurenspiegel festgestellt (STEITZ, 1963). Wie sich bei Versuchen im physiologischen Praktikum unseres Instituts herausstellte, gelten diese Beziehungen auch für einzelne Gewebe. So konnte festgestellt werden, daß in den Geweben der Maus, wo katabolische Stoffwechselprozesse vorherrschen, wie in der Muskulatur und dem Herzen, der Aminosäurenspiegel niedriger liegt als in jenen Geweben, wo anabolische Stoffwechselprozesse überwiegen, wie z.B. in der Leber.

## VII. Abschlußbemerkung

Das Wanderverhalten der Stichlinge ist sicherlich auch durch das Wirksamwerden von Selektionsmechanismen zustande gekommen. Bei den Stichlingen der beiden Salzwasserformen bringt dieses Wanderverhalten mit sich, daß sich die Fische stets in dem um die jeweilige Jahreszeit nahrungsreichsten Milieu aufhalten. Deswegen werden diese Stichlinge auch größer als die der Süßwasserform. Der Besitz einer aktiveren Schilddrüse und damit eines erhöhten Thyroxinspiegels muß deshalb, evolutionistisch betrachtet, als ein Vorteil angesehen werden. Daß der Thyroxinspiegel bei den Stichlingen der beiden Salzwasserformen tatsächlich höher liegt als bei den Stichlingen der Süßwasserform kommt, wenn noch einmal zusammengefaßt werden darf, in folgenden Tatsachen zum Ausdruck. Die Stichlinge der beiden Salzwasserformen verfügen im Gegensatz zu denen der Süßwasserform über:

1. einen niedrigeren Aminosäurenspiegel im Süßwasser,
2. einen niedrigeren Wassergehalt der Gewebe im Süßwasser,
3. einen höheren Guaningehalt der Haut,
4. die Fähigkeit, mit Hilfe des aktiven Transports zu osmoregulieren,
5. die Fähigkeit, schneller geschlechtsreif zu werden

und schließlich über

6. eine höhere Zahl von lateralen Knochenplatten.

GERBILSKY und SAKS (1947) konnten zeigen, daß die Ausbildung von lateralen Knochenplatten beim Sterlet durch Verabreichung von Thyroxin gefördert werden kann. Der die Ossifikation steigernde Einfluß des Thyroxins konnte bereits bei vielen anderen Wirbeltieren nachgewiesen werden (KUHN und HAMMER, 1956; PITT-RIVERS und TATA, 1959).

Es wird vermutet, daß sich der niedrigere Thyroxinspiegel im Blut der Stichlinge der Süßwasserform auf eine im Verlauf der phylogenetischen Entwicklung immer mehr verkümmernde Schilddrüse zurückführen läßt, was zu der Annahme berechtigen würde, daß der Süßwasserstichling auf dem besten Wege ist, das zu werden, was unter den Stören der Sterlet, unter den Forellen die Bachforelle und unter den Neunaugen das Bachneunauge geworden ist: ein degenerierter Salzwasserfisch, ein Bach-Stichling!

## E. ZUSAMMENFASSUNG

1. Die Physiologie der drei Formen des dreistachligen Stichlings Gasterosteus aculeatus wurde mit Hilfe der Methoden zur Bestimmung des Aminosäurenspiegels und des Sauerstoffverbrauchs untersucht.

2. Im Verhalten des Aminosäurenspiegels und des Sauerstoffverbrauchs lassen sich bei den Stichlingen der trachurus- und semiarmatus-Form grundsätzlich keine Unterschiede feststellen. Wenn Unterschiede vorkommen, dann nur insofern, als Heterosis vorliegt.

3. Die Stichlinge der trachurus- und semiarmatus-Form können in ihrem physiologischen Verhalten den Stichlingen der leiurus-Form gegenübergestellt werden.

4. Die Osmoregulation der Stichlinge der leiurus-Form erfolgt im Salzwasser ohne Energieverbrauch über Inanspruchnahme des Aminosäurenspiegels. Dieser Osmoregulationsmechanismus erweist sich in kaltem Salzwasser als unzureichend. Thyroxin vermag dessen Mängel auszugleichen.

5. Die Stichlinge der trachurus- und semiarmatus-Form osmoregulieren im Salzwasser nicht passiv über den Aminosäurenspiegel, sondern, wie aus dem erhöhten Sauerstoffverbrauch hervorgeht, mit Hilfe des aktiven Transports. Zur Zeit der Geschlechtsreife jedoch vermag der aktive Transport eine ausreichende Osmoregulation bei diesen Fischen nicht mehr zu gewährleisten. Wie aus dem Anstieg des Aminosäurenspiegels zu ersehen ist, bedienen sich die Stichlinge der trachurus- und semiarmatus-Form während dieser Zeit zusätzlich der Osmoregulationsmethode der Stichlinge der leiurus-Form.

6. Thyroxin senkt den Aminosäurenspiegel und den Wassergehalt des Muskelgewebes und erhöht den Sauerstoffverbrauch der Stichlinge.

7. Thyroxin fördert die Geschlechtsreife; Thioharnstoff verzögert bzw. verhindert sie.

8. Die Stichlinge der trachurus- und semiarmatus-Form werden etwa 4 Wochen schneller geschlechtsreif als die Stichlinge der leiurus-Form.

9. Die Sensitivität der Gewebe gegenüber Thyroxin ist bei den Stichlingen der trachurus- und semiarmatus-Form größer als bei den Stichlingen der leiurus-Form.

10. Die Ergebnisse der hier durchgeführten Untersuchungen legen die Vermutung nahe, daß die Stichlinge der trachurus- und semiarmatus-Form eine größere Schilddrüsenaktivität und damit auch einen höheren Thyroxinspiegel besitzen als die Stichlinge der leiurus-Form.

11. Die Stichlinge der trachurus- und semiarmatus-Form können aufgrund ihres physiologischen Verhaltens den Salzwasserfischen und die Stichlinge der leiurus-Form den Süßwasserfischen zugeordnet werden.

12. Die Ergebnisse dieser Arbeit werden diskutiert im Zusammenhang mit den Unterschieden in Verbreitung und Wanderverhalten bei den drei Formen des dreistachligen Stichlings und dem Osmoregulationsproblem im allgemeinen.

LITERATURVERZEICHNIS

ANDERS,F., 1964: Aminosäurengehalt, Farbgenmanifestation und Tumorbildung bei lebendgebärenden Zahnkarpfen (Poeciliidae).
Verh. Dtsch. Zool.Ges., Kiel, 1o2-1o9.

ANDERS,F. und VESTER,F., 196o: Genetisch bedingte Tumoren und der Gehalt der freien Aminosäuren bei Nicotiana.
Experientia, 16, 65.

ANDERS,F.; VESTER,F.; KLINKE,K. und SCHUMACHER,H., 1961: Genetisch bedingte Tumoren und der Gehalt an freien Aminosäuren bei lebendgebärenden Zahnkarpfen (Poeciliidae).
Experientia, 17, 549.

ANDERS,F.; ANDERS,A. und KLINKE,K., 1962 a: Genetische und modifikatorische Beeinflussung der Spiegelhöhe des Aminosäurenpools und einiger quantitativer, morphologischer Phäne unter besonderer Berücksichtigung der Tumorbildung. Untersuchungen an Zahnkarpfen und Drosophila.
Zool.Anz., 26, 1-21.

ANDERS,F.; VESTER,F.; KLINKE,K. und SCHUHMACHER,H., 1962 b: Genetische und biochemische Untersuchungen über die Bedeutung der freien Aminosäuren für die Tumorgenese bei Art- bzw. Gattungsbastarden lebendgebärender Zahnkarpfen (Poeciliidae).
Biol. Zbl., 81, 45-65.

ANDERS,F.; DRAWERT,F.; KLINKE,K. und REUTHER,K.H., 1963: Genetische und biochemische Untersuchungen über die Bedeutung der Amino- und Nucleinsäuren im Ursachengefüge von Neoplasmen (Tumoren und Gallen). Ein Dauermodifikations- bzw. Prädeterminationsphänomen.
Experientia, 19, 219-224.

ANDERS,F.; DRAWERT,F.; ANDERS,A. und REUTHER,K.H., 1964: Über kausale Zusammenhänge zwischen der Zuchttemperatur, dem Aminosäuren-Pool und einigen quantitativen morphologischen Phänen bei Drosophila melanogaster.
Z. Naturforschg., 19 b, 495-499.

ANDERS,F. und KLINKE,K., 1965: Untersuchungen über die erbbedingte Aminosäurenkonzentration, Farbgenmanifestation und Tumorbildung bei lebendgebärenden Zahnkarpfen (Poeciliidae).
Z. Vererbungslehre, 96, 49-65.

AWAPARA,J., 1962: Free amino acids in invertebrates: a comperative study of their distribution and metabolism.
In HOLDEN,J.T. (ed.), 1962: "Amino acid Pools", 158-175. Elsevier, New York.

BAGGERMAN,B., 1957: An experimental study of the timing of breeding and migration in the three-spined stickleback (Gasterosteus aculeatus L.).
Arch. néerl. zool., 7, 1-213.

1962: Some endocrine aspects of fish migration.
Gen. comp. Endocrin., Supp. 1, 188-205.

BARKER,S.B., 1951: Mechanism of action of the thyroid hormone.
Physiol. Revs., 31, 205-245.

BEADLE,L.C., 1957: Comparative physiology: osmotic and ionic regulation in aquatic animals.
Ann. Review Physiol., 19, 329-358.

BERT,P., 1871: Sur les phénomènes et les causes de la mort des animaux d'eau douce que l'on plonge dans l'eau de mer.
C.R. Acad.Sci., 73, 464-467.

BERTIN,L., 1925: Recherches bionomiques, biométriques et systématiques sur les épinoches (Gasterosteides).
Ann. Inst. Océanogr., Monaco, 2, 1-204.

BILEWICZ,S., 1938: Die Änderungen des Glykogengehaltes während der Metamorphose der Kaulquappen.
Biochem. Z., 297, 379-385.

BLACK,V.S., 1951: Osmotic regulation in teleost fishes.
Publ. Ont. Fish. Res. Lab., 71, 53-89.

1957: Excretion and osmoregulation.
In BROWN, E.J.W. (ed.), 1957: "The Physiology of Fishes", Vol. I, 165-205. Acad.Press, New York.

BOCK,F., 1928: Die Hypophyse des Stichlings (Gasterosteus aculeatus L.) unter besonderer Berücksichtigung der jahreszyklischen Veränderungen.
Ztschr. wiss. Zool., 131, 645-710.

BONTING,S.L.; CARAVAGGIO,L.L.; CANADY,M.R. und HAWKINS,N.M., 1964: Studies on sodium-potassium-activated adenosinetriphosphatase.
XI. The salt gland of the herring gull.
Archs. Biochem. Biophys., 106, 49-56.

BUCHMANN,H., 1940: Hypophyse und Thyreoidea im Individualzyklus des Herings.
Zool. Jb. Anat., 66, 191-262.

BUDDENBROCK, W.von, 1950: "Hormone".
Birkhäuser, Basel.

CALLAMAND,O. und FONTAINE,M., 1940: La chlorémie de l'anguille femelle au cours de son développement.
C.R. Acad. Sci., 211, 298-300.

CARLISLE,D.B., 1956: In der Diskussion zu SMITH, 1956:
Mem. Soc. Endocrinol., 5, 100.

CHAISSON,A.F., 1951: The toxicity of fresh water on Pseudopleuronectes americanus (Walbaum).
Contr. Can. Biol., 7, 67-72.

CHEN,P.S.; HANIMANN,H. und BRIEGEL,H., 1967: Freie Aminosäuren und Derivate in Eiern von Drosophila, Culex und Phormia.
Revue suisse Zool., 74, 57o-589.

CLARK,M.E., 1968a: The free amino acid levels in the coelomic fluid and body wall of polychaetes.
Biol. Bull., 134, 35-47.

1968b: A survey of the effect of osmotic dilution on free amino acids of various polychaetes.
Biol. Bull., 134, 252-26o.

COPELAND,D.E., 1948: The cytological basis of chloride transfer in the gills of Fundulus heteroclitus.
J. Morph., 82, 2o1-228.

CURTIS,D.B.; PHILLIS,J.W. und WATKINS,J.C., 196o: The chemical excitation of spinal neurones by certain acidic amino acids.
J. Physiol., 15o, 656-682.

CUVIER,G. und VALENCIENNES,N., 1829: "Histoire naturelle des Poissons".
Paris, t. IV, 479-514.

DRILHON,A., 1957: Etudes des échanges minéraux chez les poissons homéiosmotiques.
C.R. Acad. Sci., 2o4, 15o2-15o5.

DUCHATEAU,Gh. und FLORKIN,M., 1954: Constitution quantitative de la composante protidique non protéique du muscle de Carpe.
C.R. Soc. Biol., 148, 1287-1289.

DUCHATEAU-BOSSON,Gh., JEUNIAUX,Ch. und FLORKIN,M., 1961: Rôle de la variation de la composante amino-acide intracellulaire dans l'euryhalinité d'Arenicola marina.
Arch. int. Physiol., 69, 3o-35.

EPSTEIN,F.H.; KATZ,A.J. und PICKFORD,G.E., 1967: Sodium- and potassium-activated adenosine triphosphatase of gills: role in adaption of teleosts to salt water.
Science, N.Y., 156, 1245-1247.

FIRLY,S.B. und FONTAINE,M., 1932: Sur la teneur en protéines du sérum d'anguille et ses variations au cours des changements de salinité.
C.R. Acad. Sci., 194, 1854-1856.

FLORKIN,M., 1956: Vergleichende Betrachtungen des stationären Zustandes der nicht-eiweißgebundenen Aminosäuren der Tiere.
In "6. Colloquium der Gesellschaft für physiologische Chemie, Mosbach, Baden", 62-99. Springer-Verlag; Berlin, Göttingen, Heidelberg.

FLORKIN,M.; DUCHATEAU-BOSSON,Gh.; JEUNIAUX,Ch. und SCHOFFENIELS,E., 1964: Sur le mécanisme de la régulation de la concentration intracellulaire en acides aminés libres, chez Eriocheir sinensis, au cours de l'adaptation osmotique.
Arch. int. Physiol., 72, 829-9o6.

FONTAINE,M., 1948: Physiologie du saumon.
Ann. Stat. Centr. Hydrobiol. appl., 2, 153-183.

1951: Facteurs externes et internes régissant les migrations des poissons.
Année biol., 27, 569-580.

1956: The hormonal control of water and salt electrolyte metabolism.
Mem. Soc. Endocrinol., 5, 69-82.

FONTAINE,M. und BARADUC,M.M., 1954: Influence d'une thyroxinisation prolongée sur l'euryhalinité d'un salmonide, la truite arc-en-ciel (Salmo gairdnerii, Rich.)
C.R. Soc. Biol., 148, 1942-1944.

FONTAINE,M., und FIRLY,S.B., 1952: Influence des changements de salinité sur la teneur du phosphore minéral du sérum des poissons.
C.R. Soc. Biol., 109, 1271-1273.

FRIEDEN,E. und MATHEWS,H., 1958: Biochemistry of amphibian metamorphosis. Liver and tail phosphatases.
Archs. Biochem. Biophys., 73, 107-119.

FRY,F.E.J., 1957: The aquatic respiration of fish.
In BROWN,E.J.W. (ed.), 1957: "The Physiology of Fishes", Vol. I, 1-63. Acad. Press, New York.

GERBILSKY,N.L. and SAKS,M.G., 1947: Postembryonic development of sturgeon (Acipenser stellatus) as affected by thyroxine.
Doklady Akad. Nauk., U.R.S.S., N.S., 55, 665-666.

GERSCH,M.; STOKLOSOWA,S. und RICHTER,K., 1967: Die Wirkungsweise einzelner Aminosäuren auf die Muskulatur der Ratte.
Zool. Jb. Physiol., 73, 186-211.

GETMAN,H.C., 1950: Adaptive changes in the chloride cells of Anguilla rostrata.
Biol. Bull., 99 439-445.

GOLDSMITH,E.D.; NIGRELLI,R.F.;GORDON,A.S.; CHARIPPER,H.A. und GORDON,M., 1944: Effect of thiourea upon fish development.
Endocrinology, 35, 132-134.

GORBMAN,A., 1959: Problems in the comparative morphology and physiology of the vertebrate thyroid gland.
In GORBMAN,A. (Ed.), 1959: "Comparative Endocrinology", 266-282. Wiley, New York.

GRAETZ,E., 1931: Versuch einer exakten Analyse der zur Osmoregulation benötigten Kräfte in ihrer Beziehung zum Gesamtstoffwechsel von Süßwasserstichlingen in hypo- und hypertonischen Medien.
Zool. Jb. Physiol., 49, 37-58.

GRANT,W.C., 1961: Special aspects of the metamorphic process: second metamorphosis.
Am. Zool., 1, 163-171.

GREEN,K. und MATTY, A.J., 1965: Action of thyroxine on active transport in isolated membranes of Bufo bufo. Gen. comp. Endocrin., 5, 244-252.

GREENBANK,J. und NELSON,Ph.R., 1959: Life history of the three-spined stickleback Gasterosteus aculeatus L. in Karluk Lake and Bare Lake, Kodiak Island, Alaska. Fish. Bull. Fish and Wildlife Service, 59, 557.

GREENSTEIN,J.P., 1954: "Biochemistry of Cancer". Acad. Press, New York.

GUEYLARD,F., 1924: De l'adaptation aux changements de salinité. Recherches biologiques et physico-chimiques sur l'Epinoche (Gasterosteus leiurus, Cuv. und Val.) Arch. Phys. Biol., 3, 79-197.

HEIDERMANNS,C., 1957: "Grundzüge der Tierphysiologie". Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.

HEUTS,M.J., 1945: La régulation minérale en fonction de la température chez Gasterosteus aculeatus L.. Son importance au point de vue de la zoogéographie de l'espèce. Ann. Soc. Roy. Zool. Belg., 76, 88-99.

1947: Experimental studies on adaptive evolution in Gasterosteus aculeatus L.. Evolution, 1, 89-102.

HICKMAN,C.P., 1959: The osmoregulatory role of the thyroid gland in the starry flounder, Platichthys stellatus. Can. J. Zool., 37, 997-1060.

HOAR,W.S., 1951: Hormones in fish. Publ. Ont. Fish. Res. Lab., 71, 1-51.

1952: Thyroid function in some anadromous and landlocked teleosts (alewife and smelt). Trans. Roy. Soc. Can., 46, 59-55.

HOKIN,M.R., 1965: Studies on an $Na^+$- and $K^+$-dependent ouabain-sensitive adenosine triphosphatase in the avian salt gland. Biochim. biophys. Acta, 77, 108-120.

HYMAN,E.S., 1966: Transfer of metabolic energy to sodium. Nature, 211, 856-857.

IERSEL,J.J.A. van, 1953: An analysis of the parental behaviour of the male three-spined stickleback (Gasterosteus aculeatus L.). Behaviour, Supp.3, 1-159.

JEUNIAUX,Ch.; DUCHATEAU-BOSSON,Gh. und FLORKIN,M., 1961: Free amino acids in the intracellular osmoregulation of euryhaline marine worms. Biochem. J., 79, 24 P - 25 P.

KADENBACH,B., 1966: Der Einfluß von Thyroidhormonen in vivo auf die oxydative Phosphorylierung und Enzymaktivitäten in Mitochondrien. Biochem. Z., 344, 49-75.

KADENBACH,B., 1967: In der Diskussion zu TATA, 1967: "18. Colloquium der Gesellschaft für physiologische Chemie, Mosbach, Baden", 104-106. Springer-Verlag; Berlin, Heidelberg, New York.

KARLSON,P., 1960: "Kurzes Lehrbuch der Biochemie für Mediziner und Naturwissenschaftler" Georg Thieme Verlag, Stuttgart.

1963: New concepts on the mode of action of hormones. Perspect. Biol. Med., 6, 203-214.

KAVANAU,J.L., 1953: Metabolism of free amino acids, peptides and proteins in early sea urchin development. J. exp. Zool., 122, 285-337.

KEYS,A.B., 1931: Chloride and water secretion and absorption by the gills of the eel. Z. vergl. Physiol., 15, 364-388.

KEYS,A.B. und WILLMER,E.N., 1932: "Chloride secreting cells" in the gills of fishes, with special reference to the common eel. J. Physiol., 76, 368-381.

KINNE,O. und KINNE,E.M., 1962: Rates of development in embryos of a cyprinodont fish exposed to different temperature-salinity-oxygen combinations. Can. J. Zool., 40, 231-253.

KOCH,H.J.A., 1968: Migration. In BARRINGTON, E.J.W. und JØRGENSEN,C.B. (eds.), 1968: "Perspectives in Endocrinology. Hormones in the Lower Vertebrates". 305-349. Acad. Press, London und New York.

KOCH,H.J.A. und HEUTS,M.J., 1942: Influence de l'hormone thyrodienne sur la régulation osmotique chez Gasterosteus aculeatus L. forme gymnurus. Ann. Soc. Roy. Zool. Belg., 73, 165-172.

1943: Régulation osmotique, cycle sexuel et migration de reproduction chez les Epinoches. Arch. int. Physiol., 53, 253-266.

KRISHNAMOORTHI,B. und KRISHNASWAMY,S., 1965: Physiological studies on Marphysa gravelyi (Southern). V. Regulation of chlorides, sodium, potassium and total free amino acids. Helgoländer wiss. Meeresuntersuch., 12, 515-528.

KROEGER,H., 1966: Potentialdifferenz und Puff-Muster. Exptl. Cell Res., 41, 64-80.

KROGH,A., 1937: Osmotic regulation in fresh-water fishes by active absorption of chloride ions. Z. vergl. Physiol., 24, 656-666.

1939: "Osmotic Regulation in Aquatic Animals". Cambridge Univ. Press.

KUHN,O. und HAMMER,H.O., 1956: Über die Einwirkung des Schilddrüsenhormons auf die Ossifikation. Experientia, 12, 251-255.

LANDGREBE,F.W., 1941: The role of the pituitary, and the thyroid in development of teleosts. J. exp. Biol., 18, 162-169.

LA ROCHE,G. und LEBLOND,C.P., 1952: Effect of thyroid preparations and iodide on Salmonidae. Endocrinology, 51, 524-545.

de LATTIN,G. 1967: "Grundriß der Zoogeographie". Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.

LAWS,J.O.und STICKLAND,L.H., 1965: The effect of washing procedures on the phosphate metabolism of Ehrlich ascites-tumor cells. Biochem. J. 87, 520-525.

LEE,Y.P.; TAKEMORI,A.E. und LARDY,H.A., 1959: Enhanced oxidation of α-glycerophosphate by mitochondria of thyroid-fed rats. J. biol. Chem., 234, 3051-3054.

LEINER,M., 1934: Die drei europäischen Stichlinge (Gasterosteus aculeatus L., Gasterosteus pungitius L. und Gasterosteus spinachia L.) und ihre Kreuzungsprodukte. Z. Morphol. Ökol. Tiere, 28, 107-154.

LELOUP,J. und FONTAINE,M., 1960: Iodine metabolism in lower vertebrates. Ann. N.Y. Acad. Sci., 86, 316-353.

LEVER,J.; MILTENBURG,J. und OORDT,G.J.van, 1949: The effect of a short treatment with thiourea upon the fish thyroid gland. Proc. Kon. Nedl. Akad. Wetensch., Amsterdam, 52, 296-300.

LEWIS,E.J.C. und FRIEDEN,E., 1959: Biochemistry of amphibian metamorphosis. Effect of triiodothyronine, thyroxin and dinitrophenol on the respiration of the tadpole. Endocrinology, 65, 275-282.

LEWIS,P.R., 1952: The free amino-acids of invertebrate nerve. Biochem. J., 52, 550-558.

MAETZ,J., 1968: Salt and water metabolism. In BARRINGTON, E.J.W. und JØRGENSEN,C.B. (eds.), 1968: "Perspectives in Endocrinology. Hormones in the Lower Vertebrates". 47-162. Acad. Press, London und New York.

MALEY,G.F., 1957: Comparison of some enzym systems in normal and thyrotoxic rat livers. Am. J. Physiol., 188, 55-59.

MARTIN,D.W. und DIAMOND,J.M., 1966: Energetics of coupled active transport of sodium and chloride. J. Gen. Physiol., 50, 295-315.

MATTY,A.J. und GREEN,K., 1964: Effect of thyroxine on ion movement in isolated toad bladder.
Gen. comp. Endocrin., 4, 551-558.

MITZKAT,H.J.; SCHIMASSEK,H. und GEROK,W., 1965:
Zitiert in der Diskussion zu TATA, 1967:
"18. Colloquium der Gesellschaft für physiologische Chemie, Mosbach, Baden", 104-106.
Springer-Verlag; Berlin, Heidelberg, New York.

MOORE,S. und STEIN,W.H., 1954: A modified ninhydrin reagent for the photometric determination of amino acids and related compounds.
J. biol. Chem., 211, 907-913.

MORRIS,R., 1957: Some aspects of structure and cytology of the gills of Lampetra fluviatilis L..
Quart. J. micr. Sci., 98, 473-485.

MÜNZING,J., 1959: Biologie, Variabilität und Genetik von Gasterosteus aculeatus L. (Pisces).
Untersuchungen im Elbegebiet.
Int. Revue ges. Hydrobiol., 44, 517-582.

1963: The evolution of variation and distributional patterns in European populations of the three-spined stickleback, Gasterosteus aculeatus L..
Evolution, 17, 320-332.

NEAVE,F., 1944: Racial characteristics and migratory habits in Salmo gairdnerii.
J. Fish. Res. Bd., Canada, 6, 245-251.

OLIVEREAU,M., 1954: Hypophyse et glande thyroide chez les poissons. Etude histophysiologique de quelques corrélations endocriniennes en particulier chez Salmo salar.
Ann. Inst. Océanogr., Monaco, 29, 95-296.

PARRY,G., 1966: Osmotic adaption in fishes.
Biol. Rev., 41, 392-444.

PARVATHESWARARAO,V., 1965: Influence of different temperature-salinity combinations on oxygen consumption in the fresh water fish Etroplus maculatus (Teleostei).
Helgoländer wiss. Meeresuntersuch., 12, 302-314.

PFEIFFER,W., 1968: Gasstoffwechsel der Fische, Amphibien und Reptilien.
Fortschr. Zool., 19, 105-140.

PFENNIG,N., 1954: Günstige Lösungsmittelkombinationen für zweidimensionale Papierchromatographie von Aminosäuren.
Naturwiss., 41, 62-63.

PICKFORD,G.E. und ATZ,J., 1957: "The Physiology of the Pituitary Gland of Fishes".
New York Zool. Soc., New York.

PITT-RIVERS,R. und TATA,J.R., 1959: "The Thyroid Hormones". Pergamon Press, London.

PORA,E.A., 1939: Sur l'adaptation d'un téléostéen dulçaquicole, Carassius carassius L., au milieu salin. Bul. Soc. Sti. Cluj., 9, 384-393.

POTTS,W.T.W., 1958: The inorganic and amino acid composition of some lamellibranch muscles. J. exp. Biol., 35, 749-764.

POTTS,W.T.W. und PARRY,G., 1964: "Osmotic and Ionic Regulation in Animals". Pergamon Press, London.

RAFFY,A., 1933: Recherches sur le métabolisme respiratoire des poikilothermes aquatiques. Ann. Inst. Océanogr., Monaco, 13, 259-393.

RAFFY,A. und FONTAINE,M., 1930: De l'influence des variations de salinité sur la respiration des civelles. C.R. Soc. Biol., 104, 466-468.

REISMAN,H.M., 1968: Effects of social stimuli on the secondary sex characters of male three-spined sticklebacks Gasterosteus aculeatus. Copeia, 4, 816-826.

REISMAN,H.M. und CADE,T.J., 1967: Physiological and behavioral aspects of reproduction in the brook stickleback Culaea inconstans. Am. Midl. Nat., 77, 257-295.

ROBERTSON,O.H., 1948: The occurence of increased activity of the thyroid gland in rainbow trout at the time of transformation from parr to silvery smolt. Physiol. Zool., 21, 282-295.

1949: Production of silvery smolt stage in rainbow trout by intramuscular injection of mammalian thyroid extract and thyrotropic hormone. J. exp. Zool., 110, 337-355.

ROCHE,J.; SALVATORE,G. und FALCONE,G., 1959: Actions des hormones thyroïdiennes et de l'acide 3,5,3-triiodothyroacétique sur la respiration d'Escherichia coli. C.R. Soc. Biol., 153, 248-252.

SCHLIEPER,C., 1955: "Praktikum der Zoophysiologie". Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.

SCHOFFENIELS,E., 1960: Origine des acides aminés intervenant dans la régulation de la pression osmotique intracellulaire de Eriocheir sinensis (Milne-Edw.). Arch. int. Physiol., 68, 696-698.

SELIGER,H.H. und McELROY,W.D., 1965: "Light: Physical and Biological Action." Acad. Press, New York und London.

SHEPARD,M.P., 1948: Responses of young chum salmon Oncorhynchus keta (Walbaum) to changes in sea water content of the environment.
Thesis, Univ. British Columbia.

SILBER,R.H., 1941: The free amino acids of lobster nerve.
J. cell. comp. Physiol., 18, 21-30.

SKLOWER,A., 1930: Die Bedeutung der Schilddrüse für die Metamorphose des Aales und der Plattfische.
Forsch. Fortschr. dtsch. Wiss., 6, 435-436.

SMITH,D.C.W., 1956: The role of the endocrine organs in the salinity tolerance of trout.
Mem. Soc. Endocrinol., 5, 83-101.

SMITH,H.W., 1930: The absorption and excretion of water and salts by marine teleosts.
Am. J. Physiol., 93, 480-505.

STEITZ,E., 1963: Untersuchungen über die Tumorbildung bei Bastarden von Nicotiana glauca und N. langsdorffii.
Diss. Universität Saarbrücken.

STEITZ,E. und ANDERS,F., 1966: Prinzipien erbbedingter Tumorgenese.
Verh. Dtsch. Zool. Ges., Göttingen, 422-431.

STEVENSON,J.C., 1947: Preliminary survey of larval herring on the westcoast of Vancouver Island.
Prog. Rep. Pac. Coast Stations, Fish. Res. Bd. Canada, 73, 65-67.

TALLAN,H.H.,; MOORE,S. und STEIN, W.H., 1954: Studies on the free amino acids and related compounds in the tissues of the cat.
J. biol. Chem., 211, 927-939.

TATA,J.R., 1967: Ribosomes and thyroid hormones.
In "18. Colloquium der Gesellschaft für physiologische Chemie, Mosbach, Baden," 87-106.
Springer-Verlag; Berlin, Heidelberg, New York.

TATA,J.R.; ERNSTER,L.; LINDBERG,O.; ARRHENIUS,E.; PEDERSEN,S. und HEDMAN,R., 1963: The action of thyroid hormones at the cell level.
Biochem. J., 86, 408-428.

TINBERGEN,N., 1951: "The Study of Instinct".
Oxford Univ. Press, London.

TROSHIN,A.S., 1967: "Problems of Cell Permeability".
Pergamon Press, Oxford.

VESELOV,E.A., 1949: Effect of salinity of the environment on the rate of respiration in the fish (in Russian).
Zool. Zhurnal, 28, 85-98.

VIRABHADRACHARI,V., 1961: Structural changes in the gills, intestine and kidney of Etroplus maculatus (Teleostei) adapted to different salinities.
Quart. J. micr. Sci., 102, 561-569.

VIRKAR,R.A., 1965: The role of free amino acids in the intracellular isosmotic regulation in the sipunculid Golfingia gouldii.
Am. Zool., 5, 660-661.

WALD,G., 1958: The significance of vertebrate metamorphosis.
Science, N.Y., 128, 1481-1490.

WEBER,E., 1956: "Grundriß der biologischen Statistik".
VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.

Tabelle 1

Ergebnisse der Bestimmungen des Aminosäurenspiegels:
1. Versuche unter Kurztagbedingungen

| Zeile | Nach Adaptation an: | Temp. | trachurus | | semiarmatus | | leiurus | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | µMAS/gFG | µMAS/gTG | µMAS/gFG | µMAS/gTG | µMAS/gFG | µMAS/gTG |
| 1. | Süßwasser | 20°C | (73,8) = 100 | (242) = 100 | (72,5) = 100 | (243) = 100 | (76,1) = 100 | (272) = 100 |
| 2. | | 4°C | 103,4 x) (76,5) | 109,9 (266) | 107,9 (78,0) | 113,3 (275) | 101,2 x) (76,9) | 104,9 (285) |
| 3. | Salzwasser | 20°C | 97,0 (71,6) | 99,6 x) (241) | 92,7 (67,1) | 101,2 x) (246) | 120,2 (91,4) | 118,6 (322) |
| 4. | | 4°C | 112,0 (82,7) | 117,4 (284) | 105,8 (76,6) | 109,1 (265) | 123,7 (94,1) | 99,7 x) (271) |
| 5. | Thyroxin | 20°C | 70,2 (51,8) | 67,3 (163) | 77,4 (56,0) | 77,3 (188) | 103,0 x) (78,3) | 92,3 (251) |
| 6. | | 4°C | 72,1 (53,2) | 73,1 (177) | 81,7 (59,1) | 83,2 (202) | 81,3 (61,9) | 82,7 (225) |
| 7. | Thyroxin u. Salzwasser | 20°C | 90,4 (66,8) | 95,2 (230) | 95,1 (67,3) | 95,8 (233) | 110,2 (83,7) | 108,1 (294) |
| 8. | | 4°C | 98,3 x) (72,6) | 106,3 (257) | 98,1 x) (70,9) | 102,8 x) (250) | 91,9 (69,9) | 89,4 (243) |
| 9. | Thioharn-stoff | 20°C | 88,9 (65,6) | 95,8 (232) | 94,8 (68,6) | 95,7 (233) | 98,6 x) (75,0) | 94,2 (256) |
| 10. | | 4°C | 95,2 (70,3) | 99,2 x) (240) | 100,1 x) (72,4) | 102,9 x) (250) | 105,2 (80,1) | 108,5 (295) |
| 11. | Thioharnst.u Salzwasser | 20°C | 113,1 (83,5) | 111,1 (268) | 94,1 (68,1) | 95,8 (233) | 128,9 (98,0) | 115,7 (314) |
| 12. | Süßwasser | 20°C | 99,1 x) (72,4) | 99,1 x) (240) | 99,3 x) (71,9) | 100,3 x) (244) | 97,8 x) (74,4) | 99,3 x) (270) |

x): Nach dem t-Test muß ein Unterschied zum Bezugswert als statistisch nicht gesichert angesehen werden, da $P \geq 0{,}05$ (WEBER, 1956).

Werte in Klammern = Absolutwerte

Tabelle 2

Ergebnisse der Bestimmungen des Aminosäurenspiegels:
2. Versuche unter Langtagbedingungen

| Zeile | Nach Adaptation an: | Temp. | trachurus | | semiarmatus | | leiurus | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | µMAS/gFG | µMAS/gTG | µMAS/gFG | µMAS/gTG | µMAS/gFG | µMAS/gTG |
| 1. | Süßwasser | 20°C | 9o,4 [1] | 9ɜ,o [1] | 91,9 [1] | 98,8 [1] | 9o,o [1] | 9o,9 [1] |
| | | | (66,7) | (225) | (66,6) | (24o) | (68,4) | (247) |
| | | | = 1oo | = 1oo | = 1oo | = 1oo | = 1oo | = 1oo |
| 2. | | 4°C | 95,1 | 115,5 | 98,2 [x] | 1o6,ɜ | 1o4,9 | 1o8,5 |
| | | | (63,4 | (26o) | (65,ɜ) | (255) | (71,8) | (268) |
| 3. | Salzwasser | 20°C | 11o,1 | 126,7 | 1o2,9 [x] | 116,6 | 12o,6 | 129,2 |
| | | | (73,4) | (285) | (68,5) | (28o) | (82,6) | (ɜ19) |
| 4. | Thyroxin | 20°C | 87,1 | 97,8 [x] | 77,1 | 81,6 | 98,ɜ [x] | 99,9 [x] |
| | | | (58,1) | (22o) | (51,ɜ) | (196) | (67,ɜ) | (247) |
| 5. | Thioharnst. | 20°C | 77,2 | 88,4 | 85,7 | 9o,ɜ | 9ɜ,ɜ | 1o2,4 [x] |
| | | | (51,5) | (199) | (57,1) | (217) | (6ɜ,8) | (253) |

x): Nach dem t-Test muß ein Unterschied zum Bezugswert als statistisch nicht gesichert angesehen werden, da P > o,o5 (WEBER, 1956).

1) Ergebnisse, bezogen auf die Standardwerte unter Kurztagbedingungen.

Werte in Klammern = Absolutwerte

Tabelle 3

Ergebnisse der Bestimmung des Sauerstoffverbrauchs

1. Versuche unter Kurztagbedingungen

| Zeile | Nach Adaptation an: | Temp. | trachurus | semiarmatus | leiurus |
|---|---|---|---|---|---|
| | | | ccm $O_2$/1oo g.h | ccm $O_2$/1oo g.h | ccm $O_2$/1oo g.h |
| 1. | Süßwasser | 20°C | (29,3) = 1oo | (31,1) = 1oo | (33,8) = 1oo |
| 2. | | 4°C | 57,6 (16,9) | 61,7 (19,2) | 69,8 (23,6) |
| 3. | Salzwasser | 20°C | 161,4 (47,3) | 143,o (44,5) | 1o9,2 (36,9) |
| 4. | | 4°C | 87,2 (25,6) | 9o,3 (28,1) | 51,5 (17,4) |
| 5. | Thyroxin | 20°C | 151,o (44,2) | 146,3 (45,5) | 125,8 (42,5) |
| 6. | Thioharnstoff | 20°C | 115,1 (33,7) | 114,4 (35,6) | 113,3 (38,3) |

Werte in Klammern = Absolutwerte

Tabelle 4

Ergebnisse der Bestimmungen des Sauerstoffverbrauchs
2. Versuche unter Langtagbedingungen

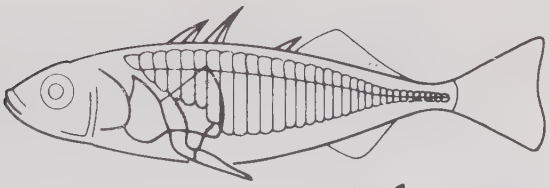
| Zeile | Nach Adaptation an: | Temp. | trachurus | semiarmatus | leiurus |
|---|---|---|---|---|---|
| | | | ccm $O_2$/1oo g.h | ccm $O_2$/1oo g.h | ccm $O_2$/1oo g.h |
| 1. | Süßwasser | 20°C | 133,5 [1)]<br>(39,o)<br>= 1oo | 139,1 [1)]<br>(43,3)<br>= 1oo | 126,4 [1)]<br>(42,7)<br>= 1oo |
| 2. | Salzwasser | 20°C | 96,4 [x)]<br>(37,6) | 98,4 [x)]<br>(42,6) | 78,o<br>(33,3) |

x): Nach dem t-Test muß ein Unterschied zum Bezugswert als statistisch nicht gesichert angesehen werden, da $P > o,o5$ (WEBER, 1956).

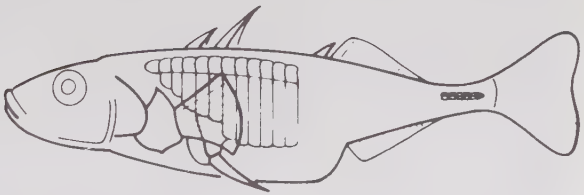
1): Ergebnisse bezogen auf die Standardwerte unter Kurztagbedingungen.

Werte in Klammern = Absolutwerte

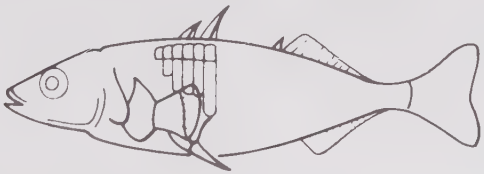
**Gasterosteus aculeatus**



Forma trachurus („Salzwasserform"), ♂



Forma semiarmatus („Salzwasserform"), ♀, mat.



Forma leiurus („Süßwasserform"), ♂

Abb. 1: Die drei Formen des dreistachligen Stichlings.

Abb. 2: Gezeitengraben an der Weddewardener Schleuse bei Bremerhaven. Hier wurden die trachurus-Stichlinge gefangen.

Abb. 3: Höllengraben bei Überherrn/Saar.
Aus diesem Grabensystem stammen
die leiurus-Stichlinge.

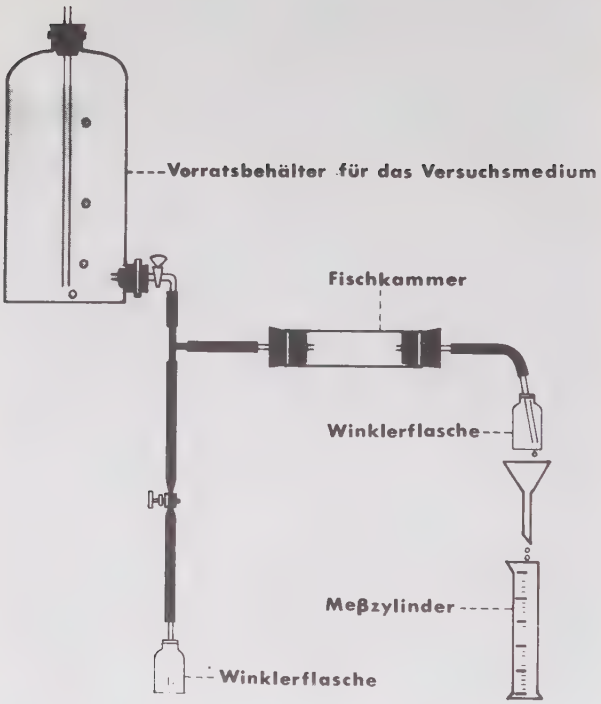



Abb. 4: Schema der Versuchsanordnung zur Bestimmung des Sauerstoffverbrauches.

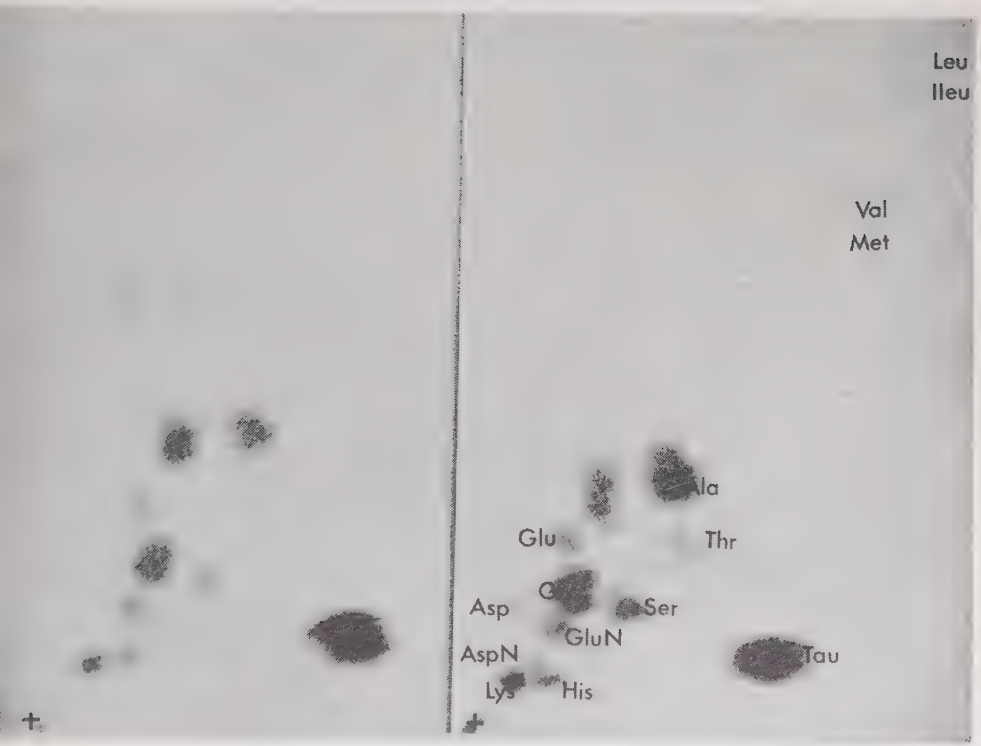



Abb. 5: Zweidimensionale papierchromatographische Analyse der extrahierten Aminosäuren aus der Muskulatur eines an Süßwasser (links) und eines an Salzwasser (rechts) adaptierten leiurus-Stichlings.

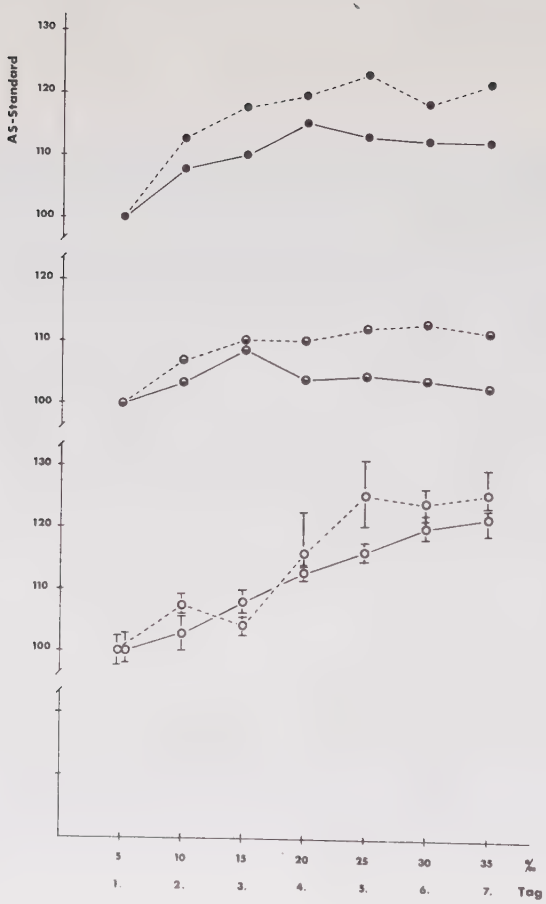



Abb. 6: Die Abhängigkeit des Aminosäurenspiegels bezogen auf FG (———) und TG (-----) von der täglichen Erhöhung der Salinität des Versuchsmediums. Die am 1. Tag bei 5 °/oo gemessenen Werte wurden als Bezugsgrößen gewählt und gleich 1oo gesetzt. Die Kurvenpunkte resultieren bei der leiurus-Form ( o ) aus drei Messungen, bei der trachurus- ( ● ) und semiarmatus-Form ( ⊖ ) aus nur einer Messung.

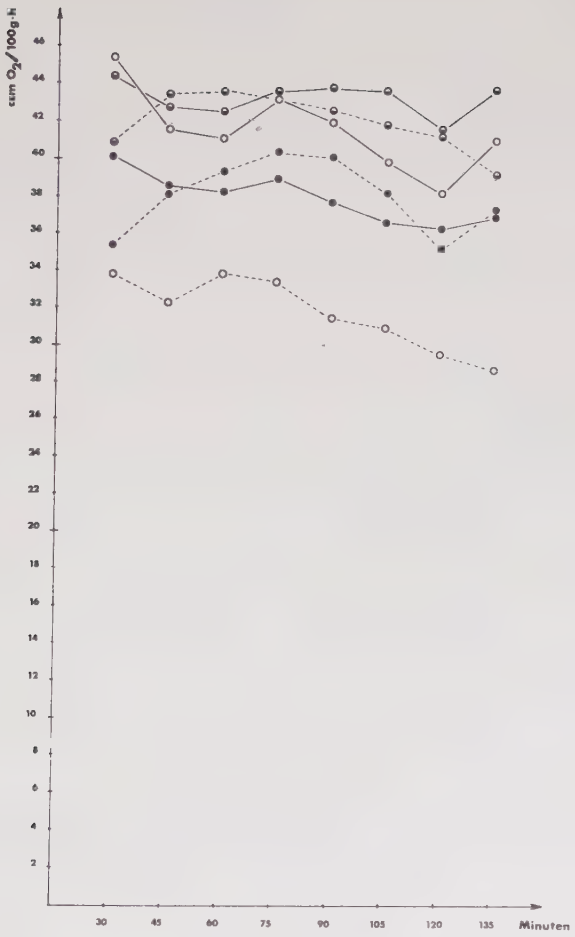



Abb. 7: Der Sauerstoffverbrauch der trachurus- ( ● ), semiarmatus- ( ⊖ ) und leiurus-Form ( ○ ) unter Langtagbedingungen im Süßwasser (———) und im Salzwasser (-----) in Abhängigkeit von der Zeit.

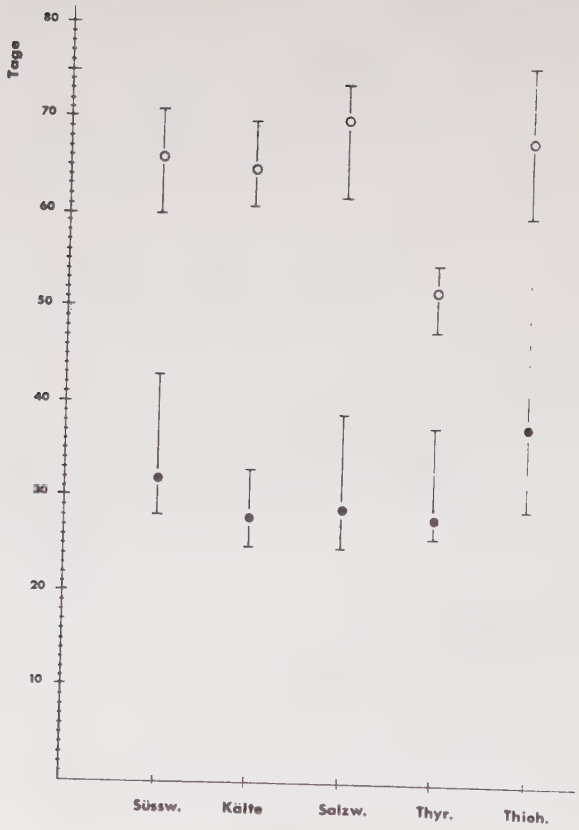



Abb. 8: Das Erreichen der Geschlechtsreife bei den drei Formen des dreistachligen Stichlings in Abhängigkeit von den zur Anwendung gekommenen Belastungsbedingungen. Die Markierungen geben den Zeitpunkt an, zu dem jeweils 50% der Stichlinge geschlechtsreif waren ( ● Salzwasserformen, ○ Süßwasserform).

## Lebenslauf

Am 17. Oktober 1940 wurde ich als Sohn des damaligen Maschinisten der Marine Otto Gutz und seiner Ehefrau Erika, geb. Geppert, in Bremerhaven geboren.
1947 erfolgte meine Einschulung. Ich besuchte nacheinander sechs Jahre die Volksschule, vier Jahre die Mittelschule und drei Jahre das Mathematisch-Naturwissenschaftliche Gymnasium der Humboldtschule in Bremerhaven, wo ich im März 1960 die Reifeprüfung ablegte.
Es folgte ein vorzeitig abgeleisteter Wehrdienst, den ich im September 1961 als Leutnant der Reserve abschloß. Wegen der Berlin-Krise wurde ich drei Monate zwangsverpflichtet. Meine Entlassung erfolgte deshalb erst Ende Dezember 1961. Bis zum Beginn des Sommersemesters 1962 arbeitete ich als Praktikant im Hauptlabor der Röchling'schen Eisen- und Stahlwerke in Völklingen.
Im Mai 1962 begann ich mit dem Studium der Biologie und Chemie an der Universität des Saarlandes mit dem Ziel, Studienrat zu werden. Im April 1966 wurde mir vom damaligen Direktor des Zoologischen Instituts, Herrn Prof. Dr. Gustaf de Lattin, das Thema der vorliegenden Dissertation zur Bearbeitung anvertraut. Nach dem unverhofften Tode meines Doktorvaters durfte ich meine Arbeit unter der Anleitung von Herrn Prof. Dr. Geza Altmann fortführen und konnte sie im Januar 1969 abschließen. Nach meiner Promotion möchte ich zum Wintertermin 1969 mein Staatsexamen ablegen.

ROTAPRINT-
OFFSET-
DRUCKEREI
Klein
6602 DUDWEILER Scheidter Straße 26
Tel. Sulzbach 7 32 84
IHR LIEFERANT FÜR DRUCKSACHEN ALLER ART